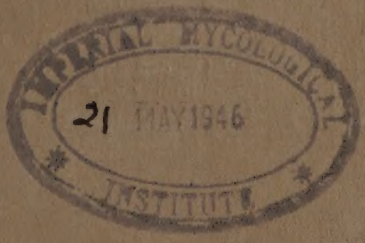
1945 № 5

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1945

Известия Академии Наук СССР, серия биологическая

Ответственные редакторы: академик В. Л. Комаров и академик Л. А. Орбели

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Акад. И. И. Шмальгаузен, чл.-корр. АН СССР Б. Л. Исаченко, чл.-корр. АН СССР Х. С. Коштоянц, чл.-корр. АН СССР Н. А. Максимов, чл.-корр. АН СССР А. И. Опарин, чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкин, проф. Ю. А. Орлов, проф. Г. К. Хрущов, проф. А. А. Штакельберг, проф. В. А. Энгельгардт, ст. научн. сотр. С. М. Дионесов, ст. научн. сотр. Н. И. Михельсон

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

М. В. Федоров. Жизнь и научная деятельность проф. В. С. Буткевича 501
В. О. Таусон. О связи синтетических процессов с дыханием 514
И. И. Колосов. О механизме поглощения анионов корневыми системами растений . . 529
И. И. Туманов. Физиология осеннего вызревания плодовых деревьев 546
Е. И. Ратнер. О роли транспирации в поглощении минеральных веществ растением в связи с культурой засоленных почв 567
А. А. Прокофьев. Прививки как метод изучения синтеза каучука в растениях 583
В. О. Таусон. Об условиях накопления жира и спорообразования у *Aspergillus flavus* 598
В. Э. Понтович. О роли света и калия в развитии плесневых грибов 612

CONTENTS

Page

M. V. Fedorov. Life and Scientific Work of V. S. Butkevich. In Memoriam . . 501
V. O. Tausson. On the Relation between the Synthetic Processes and Respiration . . 514
I. I. Kolossov. On the Mechanism of Absorption of Anions by the Root Systems of Plants 529
I. I. Tumanov. Physiology of the Fall Maturing of Fruit Trees. Development of the Hardening Capacity 546
E. I. Ratner. On the Rôle of Transpiration in the Absorption of Mineral Substances by the Plants in Connection with their Culture on the Alkali Soils 567
A. A. Prokofiev. Grafts as a Method of Studying Rubber Synthesis in Plants 583
V. O. Tausson. Conditions of Accumulation of Fat and Spore Formation in the *Aspergillus flavus* 598
V. E. Pontovich. On the Rôle of Light and Potassium in the Development of Moulds . . . 612

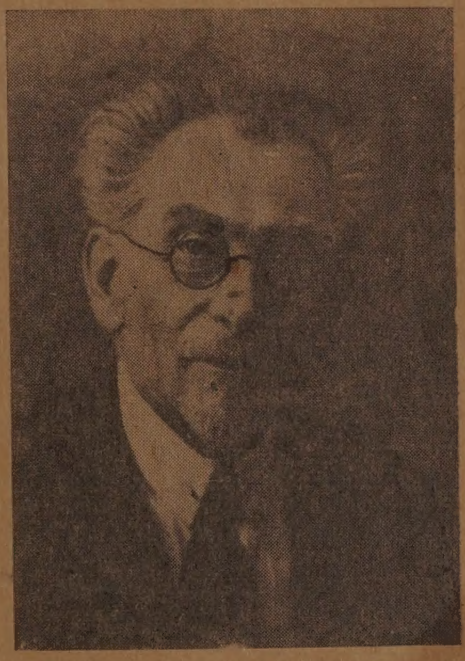
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1945 Classe des sciences biologiques

М. В. ФЕДОРОВ

ЖИЗНЬ И НАУЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ проф. В. С. БУТКЕВИЧА [1]

(*Представлено академиком* Л. А. Орбели)

4 ноября 1942 года умер выдающийся представитель современной физиологии растений, биологической химии и микробиологии, член-корреспондент Академии Наук СССР, доктор биологических и сельскохозяйственных наук, профессор Тимирязевской сельскохозяйственной академии В. С. Буткевич. Научный мир Советского Союза хорошо знал и высоко ценил обширные познания Владимира Степановича. По любому вопросу указанных дисциплин всегда можно было получить исчерпывающий ответ от этого скромного, в совершенстве знавшего свой предмет ученого. Его частые сообщения в научных журналах всегда представляли столь крупный научный интерес, что часто квалифицировались как классические. В них всегда сообщались только многократно проверенные факты, никогда не вызывающие сомнений в их безусловной достоверности.



Профессор В. С. Буткевич (1872—1942).

Все это создало ему славу крупного ученого, далеко выходящую за пределы Советского Союза. На Международном конгрессе микробиологов в Нью-Йорке в 1939 г. он был избран почетным вице-президентом секции микробиологической химии и физиологии Международной ассоциации микробиологов.

В. С. Буткевич родился в 1872 г. После домашнего обучения под руководством матери он в 1881 г. поступил в Тульскую классическую гимназию, которую успешно окончил в 1889 г. В том же году он поступил на Естественное отделение Физико-математического факультета Московского университета, но весной 1890 г. был исключен из университета за участие в „студенческих беспорядках", возникших в связи с закрытием Петровской сельскохозяйственной академии. Только осенью того же года он был вновь принят в университет на то же отделение и окончил его в 1894 г. Свою дипломную работу он выполнил под руководством К. А. Тимирязева. Работа

[1] Доклад, читанный на объединенном заседании Институтов микробиологии и физиологии растений Академии Наук СССР 24 XI 1944.

была посвящена изучению распространения энзимов в растительном царстве. Уже самый выбор темы определял будущие научные интересы ее автора. Эта работа с некоторыми дополнениями была опубликована в 1898 г.

По окончании университета Владимир Степанович осенью 1894 г. поступил на Агрономическое отделение Московского сельскохозяйственного института, каковое и окончил в 1897 г. Во время пребывания в Петровской академии он работал опять-таки по ферментам у проф. Н. Я. Демьянова. Несколько статей из этой серии его работ были опубликованы издательством Московского сельскохозяйственного института и в „Журнале опытной агрономии". По окончании института он в феврале 1898 г. занял место лаборанта в сельскохозяйственной лаборатории Министерства земледелия в Петербурге. Этой лабораторией заведывал тогда выдающийся русский ученый П. С. Коссович. Здесь В. С. работал по определению потребности почвы в удобрениях при помощи анализа растений. Осенью 1899 г. Министерство земледелия командировало Владимира Степановича на два года за границу для занятий по физиологии растений и физиологической химии. Эти два года он проработал сначала у проф. E. Schulze в Цюрихе по протеолитическим ферментам, а затем у проф. W. Pfeffer в Лейпциге по превращению белковых веществ плесневыми грибами.

По возвращении из-за границы осенью 1901 г. В. С. был оставлен для приготовления к профессорскому званию при Московском сельскохозяйственном институте, где и оставался до 1903 г., работая в лабораториях Д. Н. Прянишникова и Н. Н. Худякова. В 1902 г. он держал при Московском университете магистерский экзамен по ботанике и был утвержден приват-доцентом университета по кафедре ботаники. В мае 1905 г. он защитил при том же университете диссертацию на тему „Регрессивный метаморфоз белковых веществ в высших растениях" и получил ученую степень магистра ботаники. После этого, в сентябре 1905 г. Владимир Степанович получил звание профессора и занял кафедру физиологии растений и микробиологии в Ново-Александрийском институте сельского хозяйства и лесоводства и проработал в этом институте до 1921 г., сначала в Ново-Александрии (до 1914 г.), а затем в Харькове (до 1921 г.), куда этот институт был эвакуирован в связи с войной. В этот период им были выполнены многочисленные работы по превращению белковых веществ плесневыми грибами, по применению культур этих грибов для оценки потребности почвы в удобрениях, по оценке эффективности применения минеральных удобрений на крестьянских запольных землях нечерноземной полосы Тульской губернии и целый ряд других работ.

В 1921 г. он оставил кафедру в Харькове и переехал в Москву, где по предложению проф. Д. Н. Прянишникова занял место специалиста при станции питания растений в Петровской сельско-хозяйственной академии, где и проработал до 1923 г. В этот период начинается разработка вопроса о путях образования органических кислот в культурах ряда микроорганизмов и о значении этих соединений в качестве промежуточных продуктов окисления сахаров. Особенно интенсивно разрабатывались им эти вопросы после перехода в 1923 г. в Биологический научно-исследовательский институт им. К. А. Тимирязева (Москва). Здесь он имел самостоятельную лабораторию, нескольких сотрудников, проработал до 1930 г. и очень много сделал для выяснения вопроса о роли органических кислот в растениях. Почти одновременно с началом работы в Тимирязевском институте он был избран в действительные члены Морского научного института (ныне ВНИРО), в котором в качестве заведующего бактериологической лабораторией проработал до 1939 г. В этот период он принимал участие в семи полярных экспедициях на Каспийское и Азовское моря и опубликовал более 20 работ, посвященных морской микробиологии.

С 1925 по 1929 г. Владимир Степанович, параллельно с работой в указанных научных институтах, занимал кафедру физиологии растений на Химико-

фармацевтическом факультете II Московского университета, а с 1928 г. и до самой смерти — кафедру физиологии растений и микробиологии в Московской Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева. В эти годы основным центром его личной экспериментальной работы так же, как и работы ряда его сотрудников, была лаборатория этой кафедры. Вторым местом интенсивной работы руководимых им сотрудников была Лаборатория брожений при Центральном научном институте пищевой промышленности. Впоследствии эта лаборатория была переименована в Лабораторию лимонной кислоты и переходила при преобразовании институтов сначала в Институт кондитерской промышленности (1934), затем в Институт физиологии растений Академии Наук СССР (1935) и, наконец, в Микробиологический институт Академии Наук СССР (1938). Работа этой лаборатории под разными названиями и с разным количеством участвующих в ней сотрудников продолжалась с 1930 по 1941 г.

Многогранная и кипучая научная деятельность Владимира Степановича принесла ему заслуженную славу и известность. Вполне естественно поэтому, что Русское ботаническое общество в 1926 г. избрало его своим почетным членом, а Академия Наук СССР в 1929 г. избрала его своим членом-корреспондентом. Когда постановлением правительства были введены ученые степени, Президиум Акад мии Наук присудил ему ученую степень доктора биологических наук (1934), а Высшая аттестационная комиссия Всесоюзного Комитета по высшему техническому образованию — степень доктора сельскохозяйственных наук. Правительство также высоко оценило научные заслуги Владимира Степановича. В 1940 г. он был награжден орденом Трудового Красного Знамени за выдающиеся заслуги в деле развития сельскохозяйственных наук и подготовки высококвалифицированных специалистов сельского хозяйства. Таковы основные этапы жизненного пути Владимира Степановича.

Теперь перейдем к краткой характеристике его научных трудов. Как мы уже указывали ранее, исследовательская работа Владимира Степановича в начальный период сосредоточивалась главным образом на изучении превращения азотистых веществ в высших растениях. По этим вопросам им было опубликовано 10 работ, которые в 1904 г. были сведены в одну общую монографию, под названием „Регрессивный метаморфоз белковых веществ в высших растениях и участие в нем протеолитического фермента". В тот период, когда предпринимались эти исследования Владимира Степановича, среди физиологов были распространены два резко расходящиеся между собой мнения.

Одни полагали, что химизм распада белка определяется, прежде всего, строением распадающейся белковой молекулы. Именно она определяет характер первоначально образующихся продуктов, независимо от того, совершается ли распад в организме или он вызывается химическими реагентами вне организма. Эта точка зрения отстаивалась Schulze, Бородиным и Прянишниковым (после 1895 г.).

Противоположной точки зрения придерживались Pfeffer, Detmer, Палладин, Loew и др. Detmer и Палладин полагали, что при распаде белковых веществ в растениях образуются только аспарагин и углеводы (близкая точка зрения развивалась и в первой работе Д. Н. Прянишникова, 1895). Pfeffer в первом издании своего курса физиологии растений пишет: „Совершенно необоснованное предположение делает Шульце, принимая, что распад белковых веществ в растении дает амиды в том же соотношении, как и расщепление химическими агентами. В действительности мы не можем ожидать такого соответствия, ибо уже многочисленные опытные данные химии показывают, что при различных операциях продукты распада одного и того же тела являются неодинаковыми... С этим предположением отпадает и признаваемое Шульце необходимым объяснение для накопления аспарагина, по которому это тело при расщеплении белка образуется только в сравнительно незначительном количестве, но при продолжающемся распаде белковых веществ накопляется, так как аспарагин труднее перерабатывается, чем другие амиды" (стр. 301).

Из этого следует, что для признания точки зрения Schulze нехватало данных о наличии в растениях протеолитического фермента, способного расщеплять белковую молекулу до аминокислот, и данных о возможности образования аспарагина вторичным путем. Вот эту недостающую и наиболее существенную часть работы и выполнил Владимир Степанович. Сначала он изучил химическую природу азотистых веществ, образующихся при распаде белка в прорастающих семенах люпина, а затем выделил из них протеолитический фермент и с его помощью доказал, что переваривание им белка приводит к образованию аминокислот (им были найдены лейцин, тирозин и др.). Большое внимание при этих исследованиях было отведено аспарагину, так как этот продукт считался основным при распаде белка. Не обнаружив заметного образования аспарагина при расщеплении белковых веществ ферментом, Владимир Степанович приходит к заключению, что „в них (растениях) аспарагин, по крайней мере в главной своей массе, образуется не непосредственно из белковых веществ, а при дальнейшем превращении продуктов их распада" (Буткевич, 1904). Далее при исследовании продуктов действия фермента ему удалось обнаружить среди них вещества, легко отщепляющие аммиак. В связи с этим В. С. замечает: „Если азот последнего (т. е. аммиака, — *М. Ф.*), как показывают приведенные выше данные, не принадлежит аспарагину, то может являться вопрос, не представляет ли он, по крайней мере, того источника, из которого последний, образуясь в растении, заимствует свой амидный азот". Совершенно аналогичные результаты были получены им и при изучении продуктов распада белковых веществ в затененных растениях: „Сопоставляя для различных периодов пребывания растений в темноте, — пишет Владимир Степанович, — убыль азота белковых веществ с нарастанием азота аспарагина, мы замечаем, что...аспарагин в затененных растениях, как и в ростках, образуется за счет других, имеющихся в них продуктов распада белковых веществ".

Сколь глубоко проникновенными были взгляды Владимира Степановича о значении аспарагина в превращении белковых веществ в растениях, легко видеть из следующей цитаты из его диссертации: „Мы можем признать за аспарагином лишь значение соединения, в форме которого в растении временно отлагается аммиак, не успевающий по тем или другим причинам потребиться на образование белковых и других азотистых соединений, — будет ли то аммиак, поступающий в растение извне, или образующийся из поступающей в него извне азотной кислоты, или же аммиак, образующийся в самом растении, как конечный продукт регрессивного метаморфоза азотистых веществ, — аммиак, непосредственное накопление которого в организме, как такового, является невозможным вследствие его вредного влияния".

В вышеуказанных опытах, а также и в более поздней работе 1912 г. Владимиром Степановичем установлено образование аммиака в качестве промежуточного продукта превращения белковых веществ не только в высших растениях, но и в грибах.

Общее значение распада белковых веществ в культурах плесневых грибов Владимир Степанович определяет следующим образом: „Удовлетворением потребности организма в материале для дыхания и отчасти в строительном материале на счет освобождающихся при дезаминировании углеродистых комплексов и объясняется та тесная связь, которая обнаруживается между развитием гриба, с одной стороны, и процессом аммонизации азота предоставленного ему белкового вещества, с другой. Дезаминирование первичных продуктов распада белковой молекулы является подготовительной ступенью, делающей доступным для гриба находящийся в этих продуктах углеродистый запас, — ступенью, переводящей его из инертного состояния в физиологически активное". Понижающее влияние сахара на накопление NH_3 обусловлено усилением развития мицелия и связанным с ним повышением потребления образующегося при дезаминировании аммиака (Буткевич, 1916).

Эти положения В. С. в отношении грибных культур были многократно

подтверждены и вошли в качестве непреложной истины во все курсы физиологии растений.

После первой серии работ по превращению белковых веществ в растениях, давших выдающиеся результаты, Владимиром Степановичем была предпринята вторая серия работ, в которой делалась попытка применить грибную культуру для оценки потребности почвы в удобрениях. Начало этой серии относится к 1909 г. Нужно было обладать редкой проницательностью, чтобы догадаться при оценке почвы, как питающего растение субстрата, вместо самого растения, растущего сравнительно медленно и дающего ответ только к следующему периоду вегетации, использовать быстро растущую культуру грибка, дающего ответ через 5—6 дней. Идея Владимира Степановича оказалось столь плодотворной, что после его первых работ было выполнено много исследований как за границей, так и у нас по уточнению метода грибной культуры для определения мобилизуемых запасов фосфора и калия в почве, и по привлечению для характеристики почвы других микроорганизмов (например азотобактера).

Вслед за этим начинается основная серия его работ, посвященная превращениям углеводов в культурах плесневых грибков, приводящим к образованию лимонной, щавелевой, фумаровой, глюкуроновой, янтарной и других кислот. Эта серия включает более 50 работ, опубликованных в „Biochemische Zeitschrift", в журнале „Микробиология" и в „Докладах АН СССР". Значение этих работ не ограничивается тем, что они дают детальную характеристику условий, определяющих направление процессов и приводящих к накоплению тех или иных продуктов. Они освещают по-новому общие физиологические проблемы в области окислительного превращения углеводов. Этими работами была опровергнута общая схема превращения различных безазотистых веществ в процессах дыхания через промежуточное образование способных к брожению сахаров. Эту точку зрения настойчиво защищал С. П. Костычев. Однако Владимир Степанович собрал большой экспериментальный материал и бесспорно показал ее полную несостоятельность.

Вот его выводы: „Полученные нами данные не дают никакого повода для допущения, что промежуточной ступенью при потреблении грибами хинной кислоты являются углеводы, как это принимает С. П. Костычев. При нормальных условиях культуры, а также при относительном недостатке азота, нам удавалось обнаружить в культурах грибов на хинной кислоте только соответствующие фенольные производные; сахар в этих культурах в сколько-нибудь значительном количестве ни разу не был найден. На вопрос, какие вещества образуются в качестве действительных промежуточных продуктов в живых клетках при потреблении ими различных углеродистых соединений, включая и углеводы, в настоящее время не может быть дан вполне определенный и достаточно обоснованный ответ" (Буткевич, 1929).

Если теперь мы хорошо знаем, что органические кислоты играют важнейшую роль в обмене веществ в растениях, то этим мы, в первую очередь, обязаны исследованиям Владимира Степановича. Только благодаря его работам стало известно, что эти соединения связаны своим происхождением с окислительными превращениями углеводов, дающими в определенной стадии процесса продукты временной стабилизации.

Органические кислоты могут служить основой для синтеза аминокислот, а также для последующего образования из них альдегидов, высокомолекулярных жирных кислот и жиров. Они являются той промежуточной стадией, которая позволяет направлять процесс в самые различные стороны, связанные не только с дальнейшим распадом, но и с дальнейшим синтезом. Иное мнение было принято до работ Владимира Степановича.

В свое время широкое распространение имела гипотеза Мазе и Перье, связывавшая образование лимонной кислоты в культурах *Aspergillus niger* с распадом белковых веществ мицелия. Совершенно точными опытами Владимир Степанович показал, что при распаде белковых веществ питатель-

ного субстрата (культура на пептоне) накапливается в среде не лимонная, а щавелевая кислота. В связи с этим гипотеза Мазе и Перье была оставлена. Многие, вероятно, помнят настойчивые попытки С. П. Костычева воскресить эту гипотезу. Он полагал, что при недостатке азота в среде в культурах грибов не может образоваться белков, но могут синтезироваться исходные продукты для их образования. Из этих „неудавшихся" белковых молекул и образуется лимонная кислота. Так как по своей химической структуре всего ближе подходит к лимонной кислоте изо-лейцин, то С. П. Костычев связывал процесс его образования с односторонним синтезом изо-лейцина и последующим его окислением и дезаминированием.

На это Владимир Степанович ответил своими исследованиями, которые дали факты, противоречащие этой гипотезе.

„Относительно такой трактовки образования лимонной кислоты нужно заметить, что представление об ее образовании за счет метаболизма белковых веществ протоплазмы при тех количествах, в которых эта кислота образуется в культурах грибов на сахаре, не может быть приведено в согласие с фактами, установленными нашими работами" (Буткевич, 1941).

И эти факты, связанные главным образом с количественными выходами кислот, были столь убедительными, что в своей более поздней работе С. П. Костычев принужден был отказаться от своего взгляда и присоединиться к позиции В. С. Буткевича. „Безусловная заслуга Буткевича, — пишет он в 1927 г., — заключается в том, что он первый с несомненностью установил образование лимонной кислоты из сахара. Этим устраняется защищавшееся Мазе и Перье, а также Buchner и Wüstenfeld допущение относительно образования лимонной кислоты из азотистых составных частей плазмы".

В этом абзаце он не упоминает, что близкая точка зрения защищалась и им, но после работ Буткевича не было смысла защищать эту позицию далее.

Каждую новую гипотезу образования лимонной кислоты В. С. подвергал тщательной экспериментальной проверке, и строго подобранные факты обычно приводили к ее опровержению. Собственная гипотеза В. С., связывающая образование лимонной кислоты с непосредственным окислением глюкозы без предварительного разрыва цепи ее углеродных атомов через глюкуроновую кислоту с последующим замыканием 5-членного кольца, хотя и не доказана полностью, но она, по крайней мере, может объяснить любые количественные выходы этого продукта в культурах *Aspergillus niger*.

Полученные в этих работах экспериментальные данные были широко использованы при организации заводского производства лимонной кислоты. Значение работ В. С. для практической организации производства лимонной кислоты учитывалось и за границей. Еще в 1927 г. он получил приглашение от крупной американской фирмы в Нью-Йорке приехать в Америку для консультации организуемого производства лимонной кислоты или же, по крайней мере, в Лондон для переговоров с представителем фирмы по тому же производству. Но будучи истинным патриотом, он не счел возможным принять ни одно из этих приглашений.

На основе изучения химизма образования ряда органических кислот получилась возможность дать оценку их роли в растительных организмах. Эта роль определяется Владимиром Степановичем следующим образом:

„Нет никакого сомнения в том, что многие органические кислоты, будучи промежуточным продуктом превращений, связанных, главным образом, с углеводным обменом, отчасти используются как строительный материал в процессах синтеза, если для этого имеются соответствующие условия, частью же разрушаются дальше, выполняя роль энергетического материала в процессе дыхания. При этом мы принимаем участие кислот в процессах синтеза вообще, не ограничивая этих процессов «ресинтезом углеводов», как это делает без достаточных оснований Беннет-Кларк".

Вторая функция кислот, связанная с энергетикой процесса дыхания, определена Владимиром Степановичем следующими словами:

„В ряде случаев, когда происходит окислительное превращение углеводов в кислоты без образования углекислоты совершенно ясно, что эти превращения представляют процесс дыхания, являющийся источником энергии, за счет которого поддерживается жизнедеятельность клеток. В дальнейшем образующиеся кислоты могут подвергаться, в свою очередь, окислению, вплоть до углекислоты, являясь, таким образом, промежуточной ступенью в процессе дыхания. Там, где при дыхании не имеется столь обильного накопления кислот, как при ночном дыхании у суккулентов, это может обусловливаться дальнейшим потреблением кислот по мере их образования" (1939).

На основе многочисленных и разнообразных исследований Владимира Степановича с сотрудниками над образованием и накоплением ряда органических кислот в культурах микроорганизмов, а также исследований над продуктивностью развития различных микроорганизмов на разных источниках углерода получилась возможность сделать более широкие выводы и по общим вопросам физиологии растений.

В частности возникла необходимость пересмотреть общие основы теории химизма дыхания в растительных организмах, поскольку полученные результаты определенно опровергают господствующее в настоящее время в физиологии представление об обязательном прохождении при окислительном превращении углеводов стадии расщепления по типу спиртового брожения. Это представление разделялось рядом крупных физиологов. Среди них можно указать имена Pfeffer, Палладина, Костычева, Jost, Benecke, Euler и др.

Своими многочисленными работами по образованию органических кислот плесневыми грибами Владимир Степанович дал весьма ценные материалы, не укладывающиеся в схему двухфазного дыхания. Как известно, вопрос о биохимических превращениях, приводящих к образованию органических кислот, привлекал внимание и приверженцев и противников двухфазной схемы дыхания. Сначала приверженцы этой схемы дыхания пытались совершенно устранить кислоты из углеводного обмена при дыхании и тем самым снять самый вопрос об их отношении к этому обмену. Такого направления сначала придерживался С. П. Костычев, а затем оно особенно широко было представлено в работах Ruhland и его школы. Однако, рядом работ Владимир Степанович показал, что образование многих кислот связано с несомненным превращением углеводов. Тогда возникло другое направление, нашедшее свое выражение в попытке включить образование кислот из сахаров в господствующую схему их превращения в процессах дыхания с предварительным расщеплением по типу спиртового брожения. Сторонниками этого направления были Хржонщ и Бернгауэр с сотрудниками. Однако и здесь исследования Владимира Степановича бесспорно показали, что данные указанных авторов основаны на недоразумении. Не вдаваясь в детали рассмотрения всего относящегося к этим вопросам материала, мы можем указать, что Владимир Степанович не только дал обстоятельную критику господствующей теории дыхания, не только привел экспериментальные данные, не согласующиеся с нею, но и разработал новую теорию химизма дыхания, изложенную им в одной из последних его статей — „О химизме дыхания у растительных организмов" (1941). Главнейшие положения этой теории он сформулировал следующими тезисами:

„1. Представление о первой фазе дыхания, как о расщеплении углеводов по типу спиртового брожения, не охватывает всего материала и не соответствует действительности.

„2. На основе новейших данных можно утверждать, что разнообразные процессы, имеющие место при дыхании, не могут быть уложены в простую единообразную схему.

„3. Промежуточными продуктами при дыхании очень часто являются органические кислоты, окисляющиеся далее до углекислоты и воды. Однако

роль этих продуктов не сводится только к роли материала для сжигания, дающего организму энергию. Они могут использоваться организмами и в других направлениях. Один и тот же физиологический процесс может обслужить потребности организма в различных направлениях, и осложнение энергетических функций иными может быть одной из причин разнообразия химических превращений, сопровождающих процессы дыхания.

„4. Сопряжение эндотермических реакций с экзотермическими в физиологических процессах не является безусловно обязательным. Возможно и произвольное течение эндотермических реакций с потреблением тепла окружающей среды.

„5. Реакции окислительного превращения углеводов требуют дальнейшего исследования, с охватом всего разнообразия превращений. Поскольку эти исследования тормозились предвзятой точкой зрения на процессы дыхания, которая и до сих пор еще широко представлена в физиологии, следует оставить попытки уложить эти процессы в несоответствующую им упрощенную схему и заняться разработкой новой схемы дыхания, учитывающей новейшие успехи физиологии растений".

Первые наметки этой схемы уже даны Владимиром Степановичем и нужно думать, что в дальнейшем она станет господствующей теорией в физиологии растений. Параллельно с этой серией работ шла серия микробиологических исследований (около двадцати работ), опубликованных в „Трудах" Океанографического института и в журнале „Микробиология" по вопросам морской микробиологии. Этими работами установлено участие микроорганизмов в образовании в морских грунтах железо-марганцовых отложений и охарактеризованы условия, определяющие распределение в морской воде бактериального населения. Исследования В. С. дали возможность определить значение микроорганизмов, как конденсаторов различных питательных веществ в водоемах и как пищевого звена для развития рыб. Последние данные имеют важное значение для оценки рыбной продукции отдельных водоемов и представляют большой интерес для рыбной промышленности. Кроме этого, его исследованиями установлена еще одна, важная для практики рыбного дела деталь. Ему удалось показать, что в грунтах Каспийского моря имеется бактериальная пленка, благодаря деятельности которой вода защищается от образующихся в грунтах продуктов, вредных для населяющих воду животных, в частности от сероводорода. Этими же работами выяснено значение срыва этой пленки при придонных заморах рыбы. Последнее представляет большой теоретический интерес для понимания хода биохимических процессов в водоеме и неменьший практический интерес для понимания причин массовых заморов рыбы.

Помимо этого, на морском бактериальном материале Владимиром Степановичем совместно с сотрудниками проведено обследование денитрифицирующих бактерий. Исследовано их отношение к источникам углерода и азота и особенно к кислороду. При этом обследовании бесспорно показано, что денитрификация, вопреки господствующему в микробиологии мнению, может протекать и в условиях хорошей аэрации и что у различных денитрифицирующих бактерий молекулярный кислород может замещаться кислородом нитратов в весьма различной степени. Ему удалось выделить из морской воды микроорганизмы, вызывающие энергичное восстановление нитратов до свободного азота, но неспособные использовать их в качестве источника азота.

Обзор работ В. С. по вопросам морской микробиологии будет неполным, если мы не укажем его работ по методике исследования. Им сконструированы совершенно нового типа приборы для взятия проб воды на разных глубинах и на разной, точно заданной высоте от грунта и вместе с грунтом. Его сотрудниками при прямом его участии разработан новый метод непосредственного счета бактерий под микроскопом, при помощи выделения их из воды на специальных ультрафильтрах. Им сконструирован превосходный

прибор для ультрафильтрации, легко применимый при любых условиях производства исследования.

Наконец, в период его научной деятельности в Тимирязевской сельскохозяйственной академии В. С. был выполнен цикл работ по корневому питанию растений. Для более детального освещения связанных с этими процессами явлений им были проведены исследования по взаимодействию ионов при диффузии электролитов через перепонки.

В частности, ему удалось выяснить, что из раствора NH_4NO_3 ионы NH_4^+ и NO_3^- диффундируют через коллоидную мембрану в эквивалентных количествах только при pH = 3. Меняя активную кислотность, можно вызвать усиленную диффузию то NO_3^-, то NH_4^+. Такие же различия наблюдаются и при диффузии фосфорнокислого натрия при различном pH. Установленные при этих исследованиях закономерности были потом прослежены на явлениях взаимодействия ионов. Было изучено поступление в корневую систему растений фосфорной кислоты, калия и натрия при разном ионном составе среды. Полученные в этих исследованиях результаты будут иметь существенное значение для оценки доступности и эффективности отдельных минеральных удобрений.

Помимо вопросов, связанных с корневым питанием растений, весьма существенное место занимают также работы по обследованию условий, определяющих процесс биологической фиксации атмосферного азота и его использования бобовыми и небобовыми растениями. В частности, В. С. обследована зависимость фиксации азота атмосферы бобовыми растениями от аэрации и температуры почвы и зависимость интенсивности фотосинтеза у них от характера азотного питания. При этих исследованиях было установлено, что при питании бобовых растений атмосферным азотом весьма заметно усиливается фотосинтез и при определенных условиях получается более высокий урожай. Кроме того, было обследовано влияние усиленной аэрации на интенсивность жизнедеятельности азотобактера и фиксацию им атмосферного азота и значение обеспеченности источниками углерода для азотфиксирующей активности азотобактера в почве. При этом выявилось, что внесение в почву соломы, как источника органического вещества для фиксаторов азота, приводит к активации связывания азота атмосферы и дает заметное снижение почвой тех потерь азота, которые она несет за счет процессов денитрификации. Особенно эффективной оказывается фиксация атмосферного азота в почве при внесении в нее растительных остатков, заражении ее азотобактером и клубеньковыми бактериями и последовательной культуре бобовых растений и злаков. Эта система смены растений позволяет наиболее эффективно использовать фиксируемый микроорганизмами атмосферный азот и может получить практическое использование в сельском хозяйстве.

Под руководством Владимира Степановича проводились обширные исследования и по использованию бактерий, окисляющих метан и его ближайшие гомологи, для разведки на естественные горючие газы и на связанные с ними залежи нефти. Выработанный на основе этих исследований новый метод разведки горючих газов и нефти уже находит широкое применение в практике нефтяной разведки.

Трудно перечислить все разделы науки, в которых работы Владимира Степановича оставили глубокий след, и в ряде случаев совершенно непревзойденные образцы логического развития мысли и новых горизонтов для дальнейшего хода исследований по этому вопросу. Вот один из характерных примеров. В своей монографии „Регрессивный метаморфоз белковых веществ" в заключительной части он указывает, что „самое отношение между ферментами и протоплазмой в живой клетке остается пока невыясненным. Весьма вероятно, что группы, проявляющие определенные ферментативные действия, в живой клетке входят в состав соединений, из которых построены протоплазматические образования". Как известно, новейшие исследования по химическому строению ферментов весьма убедительно показали, что во-первых,

активные группировки отдельных ферментов могут образовываться за счет ядерных веществ клетки и что, во-вторых, для проявления каталитических свойств двухкомпонентных ферментов необходимо участие ряда белковых веществ протоплазмы. То, что представлялось В. С. возможным в 1904 г., стало реальным к 1944 г. Более глубокое проникновение в физиологию растительной клетки и более справедливую оценку возможных результатов научного развития затронутой проблемы трудно себе представить. Или вот второй пример. В 1909 г. в статье „Современное положение вопроса об использовании азота атмосферы в сельскохозяйственных целях" он дает следующую формулировку: „Не прибегая к искусственному снабжению почвы органическим веществом, сельское хозяйство не всегда может в желательной для него мере использовать ее способность к связыванию азота. Для того, чтобы оно имело возможность в достаточной степени овладеть этой способностью, ему предстоит разрешить вопрос о доступном с экономической точки зрения источнике пригодных для данной цели органических веществ". С тех пор прошло уже 35 лет. За это время появился ряд работ, детально освещающих эту проблему и показавших полную справедливость мнения В. С. Буткевича.

Суммируя итоги научной работы Владимира Степановича, мы можем сказать, что он много сил и энергии вложил в развитие ряда отделов физиологии растений и микробиологии. Во всех своих исследованиях он стремился к точно контролируемым условиям эксперимента и в последние годы даже был занят вопросами проектирования универсальной камеры, в которой факторы, влияющие на ход сложных физиологических процессов питания и роста растительных организмов, могли бы быть точно контролируемыми. Эта задача осталась невыполненной так же, как остались незаконченными и исследования по ряду других вопросов, привлекавших его внимание. Владимир Степанович оставил нам множество научных идей, и наш долг заключается в том, чтобы продолжать дальнейшую их разработку. Я не сомневаюсь, что память об этом выдающемся ученом, предельно честном и скромном человеке будет долгие годы сохраняться в сердцах не только его ближайших учеников, но и всех биологов Советского Союза. Среди достижений советской науки, почетное место занимают научные достижения В. С. Буткевича, давшего нам классические образцы экспериментального решения ряда крупных вопросов физиологии растений и микробиологии.

Именно поэтому так прискорбно знать, что его уже нет среди нас. Помимо крупного ученого с мировым именем, мы потеряли в лице Владимира Степановича обаятельного человека в полном понимании этого слова. Его честность была беспредельной, его скромность заслуживала подражания, его доброта и сердечность были изумительными. Поэтому всякий, кто с ним близко соприкасался, долго будет помнить этого очаровательного, влюбленного в науку человека, если вообще он сможет когда-нибудь забыть его.

Кафедра
физиологии растений
и микробиологии Тимирязевской сельскохозяйственной Академии
Наук СССР

Поступило
15 VI 1945

СПИСОК РАБОТ ПРОФ. В. С. БУТКЕВИЧА

1) Об эмульсине. Изд. Моск. с.-х. инст., 1897.
2) К вопросу об инстинкте рабочей пчелы. Вестн. пчеловодства, 1897.
3) Энзимы и их распространение в растительном царстве. М., 1898.
4) Об определении потребности почв в удобрении при помощи анализа растений. Отчет С.-х. хим. лаборат. Минист. землед. и гос. имущ. за 1898.
5—6) Протеолитический фермент прорастающих семян. Журн. оп. агрон., 1900. (Две статьи).
7) Über proteolytische Enzyme gekeimter Samen. Berichte Bot. Gesel. 18, 1900.
8) Vorkommen proteolytische Enzyme in gekeimten Samen. Z. Physiol. Chem., 32, 1901.

9) **Umwandlung der Eiweiss-Stoffe** durch die Pilze im Zusammenhange mit einigen **Bedingungen ihrer Entwicklung. Jahrb. f. wiss. Bot., 38, 1902.**
10) **Превращение белковых веществ грибами. Тр. СПб. общ. естеств., 33, 1903.**
11) Репрессивный метаморфоз белковых веществ в высших растениях и участие в нем **протеолитического фермента. М., 1904.**
12) Современное положение вопроса об использовании азота атмосферы в с.-х. целях. **М., 1909.**
13) Zur Frage nach **Umwandlung der Stärke in Pflanzen. Biochem. Z. 10, 1908.**
14) Культура плесневого гриба *Aspergillus niger*, как способ исследования почвы. Журн. оп. агр., 10, 1909.
15—16) Ammoniak als Umwandlungsprodukt stickstoffhältiger Stoffe in höheren Pflanzen. Biochem. Z., 16, 1909; 41, 1912.
17) Аммиак как продукт превращения белковых веществ плесневыми грибами и условия его образования. Сб. памяти К. А. Тимирязева, 1916.
18) Опыты с применением минеральных удобрений на запольных землях нечерноземной полосы Тульской губернии. Харьков, 1916.
19) Bildung von Oxalsäure und Ammoniak in den Kulturen von *Aspergillus niger* auf Pepton. Biochem. Z., 129, 1922.
20) Ausnutzung des Peptons als Kohlenstoffquelle durch die *Citromyces*-Arten. Там же, 129, 1922.
21) Bildung und Aushäufung von Oxalsäure in den *Citromyces*-Kulturen auf den Salzen der organischen Säuren. Там же, 129, 1922.
22) Bildung von Citronen- und Oxalsäure in den *Citromyces*-Kulturen auf den Salzen der organischen Säuren. Там же, 129, 1922.
23) Verbrauch und Bildung von Citronensäure in den Kulturen v. *Citromyces* u. auf Zucker. Там же, 131, 1922.
24) (С Орловой). Zur Frage nach ökonomischen Koeffizienten bei *Aspergillus niger*. Там же, 132, 1922.
25) Bildung von Citronensäure in den Kulturen von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucomen* auf Zucker. Там же, 136, 1923.
26) Über die Citronensäuregärung. Там же, 142, 1923.
27) Umwandlung von Chinasäure durch die Pilze. Там же, 145, 1924.
28) Bildung von Glücosa mit Citronensäure in den Pilzkulturen auf Zucker. Там же, 154, 1924.
29) Chinasäure verwertenden Pilze und Bakterien. Там же, 159, 1925.
30) Кислоты как промежуточный член окислительного превращения сахара грибами. Научно-агрон. журн., 1925.
31) К вопросу о роли перепоночного равновесия Доннана при осмотических процессах в живых клетках. Там же, 1925.
32) Die Säure als Zwischenglied der oxydativer Umwandlung des Zuckers durch die Pilze. Jahrb. für wiss. Bot., 64, 1925.
33) (С В. В. Буткевичем). Zur Frage nach der Rolle des Donnanschen Membrangleichtgewichts bei osmotischen Vorgängen in lebenden Zellen. Biochem. Z., 161, 1925.
34) Ein neues Produkt der Zuckerumwandlung bei den Pflanzen. Planta, 1, 1926.
35) Об образовании кислот у грибов. Журн. экспер. биол. и мед., 1927.
36) Теория перепоночного равновесия Доннана и ее значение в биологии. Усп. биол. хим., 5, 1927.
37) Über die Säurebildung bei den Pilzen. Biochem. Z., 182, 1927.
38) Образование морских железо-марганцовых отложений и участвующие в нем микроорганизмы. Тр. Мор. ин. 3, 3, 1928.
39) Бензольные производные как промежуточная ступень при использовании грибами хинной кислоты. Тр. Тимирязевского биол. инст., 1929.
40) (С В. В. Буткевичем). Über die Wirkung von Ionen bei Diffusionsvorgängen. Biochem. Z., 204, 1929.
41) (С Федоровым). Bildung von Fumarsäure in den Zuckerkulturen von *Mucor Stolonifer* und sein Verhalten zu Branztraubesäure. Там же, 206, 1929.
42) (С ним же). Umwandlung der Essigsäure durch *Mucor stolonifer* in Bernstein und Fumarsäure. Там же, 207, 1929.
43) (С ним же). Verhältnisse zwischen Essig-, Bernstein-, Fumar- und Oxalsäuren in den Kulturen von *Mucor stolonifer* und einigen anderen Pilzen. Там же, 219, 1930.
44) (С ним же). Über die Umwandlung des Äthylalkohols in den Kulturen von *Mucor stolonifer*. Там же, 219, 1930.
45) К вопросу о биохимическом происхождении растительных кислот. Микробиол., 1, 1932.
46) Прибор для взятия проб воды для бактериологических исследований. Там же, 1, 1932.
47) (С Бариновой). Материалы по организации производства лимонной кислоты при помощи культуры *Aspergillus niger*. Центр. н.-и. биохим. инст. пищ. и вкус. промышл., 2, 5, 1932.
48) Методика бактериологического исследования и некоторые данные по распределению бактерий в воде и грунтах Баренцова моря. Тр. Океанограф. инст., 2, 2, 1932.

49) Микробиологические методы определения потребности почв в удобрении. Химиз. соц. землед., 1, 1932.
50—51) (С Найдиной). Микробиологические методы определения потребности почв в удобрении. Там же, 4 и 5, 1933 (две статьи).
52) Дополнение к переводу книги Смиса и Обольца „Промышленная микробиология", 1933.
53) К отчету М. В. Федорова о работах по методике переработки органических отбросов и отходов на удобрение. Микробиол. почвы, вып. I, Тр. ВИУАА, 1934.
54) (с Менжинской и Трофимовой). Об участии уксусной кислоты в образовании лимонной. Микробиол. 3, 3, 1934.
55) (С ними же). Вещества мицелия как источник образования кислот. Там же, 3, 4, 1934.
56) Об образовании щавелевой кислоты грибами и об участии в нем вещества мицелия. Там же, 3, 4, 1934.
57—59) (С Тимофеевой). Влияние отдельных элементов питательной среды на образование кислот грибом *Aspergillus niger*. Там же, 3, 4, 1934; 4, 4, 1935 (три статьи).
60—65) (С Менжинской и Трофимовой). Zur biochemischen Herkunft von Citronen- und Oxalsäure. Biochem. Z., 272, 1934; 276, 1935 (четыре статьи).
64) (С Трофимовой). Einfluss einzelner mineralischer Elemente des Nährmediums auf die Säurebildung bei *Aspergillus niger*. Там же, 275, 1935.
65) Оценка обеспеченности почв фосфорной кислотой и калием при помощи грибной культуры. Тр. ТСХА, 1, 1, 1935.
66) (С Гаевской). Колориметрический способ количественного определения глюкозы и левулезы по их озазону. ДАН СССР, 3, 4, 1935.
67) (С ней же). Выходы лимонной кислоты из сахара как основание для оценки схем ее образования из последнего. Там же, 3, 7, 1935.
68) (С Осницкой). Влияние ацетата на потребление грибными пленками янтарной кислоты. Там же, 4, 8—9, 1935.
69) (С ней же). Участие муравьиной кислоты в биохимическом образовании щавелевой. Там же, 1, 9, 1936.
70) К вопросу об образовании щавелевой и лимонной кислот грибами. Там же, 3, 9, 1936.
71) (С Мельниковой). Свекловичный сок как материал для получения биохимическим путем лимонной кислоты. Микробиол., 5, 2, 1936.
72) (С ней же). Влияние нитратного и калийного ионов на накопление лимонной кислоты грибом *Aspergillus niger*. Там же, 5, 3, 1936.
73) (С Н. Н. Буткевич). Размножение морских бактерий в зависимости от состава среды и температуры. Микробиол., 5, 3, 1936.
74) (С Бариновой). Влияние моноиодуксусной кислоты на спиртовое брожение и образование кислот у *Aspergillus niger*. Там же, 5, 9, 1936.
75—76) Бактериальное население Баренцова моря. Юбилейн. сб. „Персея"; Справочн. по Баренцову морю, 1936 (две статьи).
77) (С С болевской). К вопросу об образовании лимонной кислоты в листе махорки. ДАН СССР, 15, 1937.
78) Окислительные превращения углеводов растительными организмами. Современные достижения и задачи физиологии растений, Тр. Московск. дома уч., 5, 1937.
79) Бактериологическое население Каспийского моря по работам Бактериологической лаборатории ВНИРО за 1936 год (печатается в „Трудах ВНИРО").
80) Бактериологическое население арктических морей по материалам высокоширотной экспедиции 1935 года на судне „Садко" (печатается в „Трудах экспедиции").
81) (С Богдановой). Бактериальное население арктических морей по материалу, собранному 2-й высокоширотной экспедицией на судне „Садко" 1936 г. (Печатается в „Трудах" экспедиции.)
82) (С Трофимовой). Магний как активатор биохимических превращений. ДАН СССР, 17, 4, 1937.
83) (С Менжинской и Тимофеевой). Глюкуроновая кислота как промежуточная ступень при биохимическом образовании лимонной кислоты из сахара. Там же, 18, 9, 1939.
84) К вопросу о промежуточных ступенях биохимического превращения сахара в лимонную кислоту. Там же, 18, 9, 1938.
85) (С Трофимовой). К вопросу об участии уксусной и яблочной кислот в биохимическом образовании лимонной кислоты. Микробиол., 7, 9—10, 1938.
86) (С Богдановой). Некоторые особенности бактериального населения арктических морей. Микробиол. 8, 9—10, 1939.
87) (С Маруашвили). Влияние хлористого натрия на поступление в растение калия и на урожай. ДАН СССР, 22, 3, 1939.
88) О бактериальном населении морских вод в высокоширотных арктических областях. ДАН, 19, 8, 1938.
89) (С Мельниковой). Биохимическое образование щавелевой кислоты из сахара. Микробиол. 8, 7, 1939.

90) Растительные кислоты как продукт превращения углеводов грибами. Там же, 8, 3—4, 1939.
91) К современному состоянию вопроса о химизме процессов дыхания у растительных организмов. Сб. работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. Изд. АН СССР, М.—Л., 1941.
92) (С Русаковой). Денитрификация без использования нитрата в качестве источника азота. Микробиол., 10, 2, 1941.
93) (С Гуковой). Интенсивность фотосинтеза у бобовых при питании связанным и свободным азотом. ДАН СССР, 1941.
94) (С Гуковой). Влияние аэрации и температуры почвы на развитие инокулированных и неинокулированных растений сои. Там же, 81, 9 1941.
95) (С Колесниковой). Об образовании аммиака при фиксации молекулярного азота азотобактером. Там же, **33**, 1, 1941.

M. V. FEDOROV. LIFE AND SCIENTIFIC WORK OF V. S. BUTKEVICH. IN MEMORIAM

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5. 1945 Classe des sciences biologiques

В. О. ТАУСОН

О СВЯЗИ СИНТЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ С ДЫХАНИЕМ

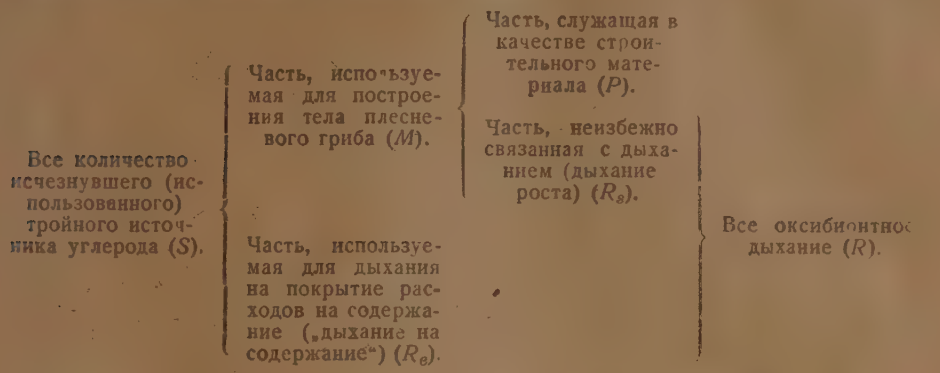
(*Представлено академиком* Л. А. Орбели)

Самым поразительным и, пожалуй, наиболее важным и характерным для всякого живого организма свойством является его способность расти, увеличивать массу живого вещества, вновь создавая его из сравнительно простых химических соединений мертвого субстрата. Мы довольно хорошо осведомлены о различных, нередко весьма сложных путях и химических механизмах постепенного разложения (вплоть до конечных продуктов, CO_2 и H_2O) многих питательных веществ под влиянием жизнедеятельности разнообразных организмов, но очень мало знаем о том, как и при каких условиях эти вещества превращаются в многочисленные компоненты вновь образующейся живой протоплазмы. Издавна хорошо известно и твердо установлено лишь то, что у гетеротрофных организмов такое новообразование живого вещества из неживого субстрата всегда сопровождается разложением и окислением части последнего, часто весьма значительной, до более простых соединений, в большинстве случаев до углекислоты и воды.

Из этого несомненного факта существования прямой связи между превращением в составные части живой клетки питательных веществ и появлением продуктов полного или неполного окисления последних было выведено заключение, что для ассимиляции одной части субстрата необходимо разложение и окисление другой части в процессах диссимиляции (дыхания). Так как, с другой стороны, последние, являясь по природе своей окислительными, сопровождаются освобождением энергии, а при процессах синтеза клеточных компонентов часто наблюдается образование соединений с большими запасами энергии, чем у исходных питательных веществ, то необходимость обязательной связи между диссимиляционными и ассимиляционными процессами принято видеть в том, что первые, как экзотермические, служат источником энергии для вторых, в общем восстановительных и эндотермических (Костычев, 1937; Tamiya, 1932 b, 1935, 1942; Tamiya и Yamagutchi, 1933; Terroine и Wurmser, 1922; Kalckar, 1941, 1942; Wohl и James, 1942).

Считается далее, что дыхание снабжает живую клетку энергией, необходимой для осуществления ею всех тех жизненных функций, которые с ростом и новообразованием живого вещества непосредственно не связаны и которые она выполняет даже и тогда, когда не растет („дыхание на содержание") (Tamiya, 1935, 1942; Terroine и Wurmser, 1922; Таусон, 1934; Bonnet и Jacquot, 1936); сюда же относится и совершение механической работы, как внешней, так и внутренней. При этом некоторые из исследователей склонны думать, что энергия, освобождающаяся благодаря дыханию в тесном смысле слова, т. е. связанному с полным окислением субстрата до CO_2 и H_2O, служит исключительно для покрытия этих расходов „на содержание" (Molliard, 1922; Terroine и Wurmser, 1922; Algera, 1932; Bonnet и Jacquot, 1936; Wurmser, 1933). Энергию же для эндотермических реакций синтеза, по мнению некоторых из них (Terroine и Wurmser, 1922, 1932; Wurmser, 1933; Bonnet и Jacquot, 1936), дают только реакции неполного окисления веществ субстрата.

Указанные соотношения в расходовании гетеротрофным организмом органических питательных веществ субстрата и заключенной в них энергии Tamiya (1935) изображает следующей схемой:



Аналогичные схемы, но с некоторыми несущественными модификациями, были предложены и другими авторами (Terroine и Wurmser, 1922; Bonnet и Jacquot, 1936).

Если исходить из этих, кратко изложенных выше общепринятых представлений об энергетической связи между экзотермическими диссимиляционными и эндотермическими ассимиляционными процессами, то следует ожидать, что часть энергии, освобождающейся при дыхании, будет накапливаться во вновь образующемся теле организма. Это значит, в таком случае, что количество энергии, заключающейся во вновь построенном теле (*M*), должно быть больше того количества ее, которое содержалось в строительных (пластических) веществах, пошедших на построение этого тела (*P*). Математически это можно было бы представить так:

$$M = P + n \cdot R_g = P + mR,$$

где n и m — коэффициенты, всегда меньшие 1, причем n больше m.

Иными словами, если, как принято думать, часть энергии дыхания накапливается в продуктах синтеза, то количество энергии, фактически выделившейся за все время развития организма ($S - M$), должно быть меньше ее количества, освободившегося при дыхании (R), т. е. $(S - M)$ меньше R, или разность $(S - M) - R$ отрицательна.

Первая попытка экспериментальной проверки только что указанных соотношений была сделана Molliard (1922). На основании полученных результатов он пришел к заключению, что энергия дыхания совсем не накапливается в мицелии *Aspergillus niger*.

Такой же вывод сделал и Algera (1932) из результатов, полученных им также с *Asp. niger* в опыте, проведенном несколько иными, более точными методами. Это-то и заставило обоих авторов заключить, что энергия, освобождающаяся при дыхании, связанном с продуцированием CO_2, не используется для синтетических процессов, а служит только для покрытия расходов „на содержание".

Недавно Wohl и James (1942) высказали мнение, что полученный Molliard результат был обусловлен случайной компенсацией (в пределах ошибки опыта) использования энергии дыхания для синтезов, дополнительным освобождением энергии при неполном окислении субстрата, не сопровождавшимся выделением углекислоты. Это возражение, в равной мере касающееся результатов Algera, не лишено основания, ибо известно, что *Asp. niger* накапливает в среде именно такие продукты неполного окисления, как органические кислоты, в частности лимонную и щавелевую, иногда даже в весьма значительных количествах (Буткевич, 1941; Костычев, 1937; Allsopp, 1937; Bennet-

Clark, 1933; Bonnet и Jacquot, 1935; Lockwood и Moyer, 1938). Если судить по энергии остатков в среде из-под культур *Asp. niger*, то у обоих названных авторов образование такого рода веществ вполне могло иметь место, на что указывает и сам Algera. Ясно, что при накоплении в среде неизвестных количеств продуктов неопределенного состава сведение балансов веществ и энергии не может дать достаточно точных и надежных результатов.

Одновременно с Molliard, попытка сведения баланса энергии при развитии *Asp. niger* за счет глюкозы была сделана также Terroine и Wurmser (1922). Пользуясь несколько иным способом подсчетов, они нашли, что около 29% энергии, накопленной в мицелии, обязано своим происхождением неполному окислению глюкозы. На основании этого-то результата названные авторы и сделали вывод, что именно только такие неполные окисления и являются источником энергии для эндотермических процессов синтеза (Terroine и Wurmser, 1922, 1932). Это последнее положение было развито дальше Wurmser (1933) в его теории окислительно-восстановительных процессов.

Однако, ни результаты, ни выводы Terroine и Wurmser не могут быть признаны правильными. Прежде всего, балансы веществ и энергии сведены ими неправильно, что явствует уже из того, что по их данным в среде после культуры содержалось 0.12 г углерода (эквивалентно 0.3 г глюкозы) и только 125 г-кал. энергии. Это значит, что в среде должно было находиться какое-то органическое вещество, которое на 1 г С содержит всего лишь 1042 г-кал. Такого соединения не существует и не может существовать, ибо наиболее бедное энергией органическое вещество — щавелевая кислота — содержит 2504.2 г-кал. на 1 г С. Так как энергия остатков была определена прямым путем, то указанное несоответствие следует отнести за счет неправильного сведения баланса веществ (углерода), при котором авторами были допущены две ошибки. Во-первых, количество выделившейся в опыте CO_2 ими непосредственно не определялось, а вычислялось по данным других опытов, тогда как известно, что продуцирование углекислоты сильно изменяется (увеличивается) с возрастом культуры (Bonnet и Jacquot, 1935). Во-вторых, при своих расчетах названные исследователи принимали содержание углерода в мицелии равным содержанию его в глюкозе, т. е. 40%, что совершенно неправильно хотя бы уже потому, что полисахариды с 44.4% С составляют около 60% (Таусон, 1935; Terroine и Bonnet, 1927), а белки, содержащие 52—54% С, — до 35% веса мицелия (Terroine и Bonnet, 1927; Terroine, Trautmann, Bonnet и Jacquot, 1925; Terroine, Wurmser и Montané, 1922). Прямые определения содержания углерода в мицелиях различных плесневых грибов, в том числе и *Asp. niger*, показывают, что оно колеблется в пределах 48—52%, составляя в среднем 50% (Таусон, 1935, 1938; Tamiya, 1942; Yamagata, 1934).

Если в расчеты этих французских авторов внести только одну поправку на содержание углерода в мицелии, то количество энергии, освободившейся при неполном окислении глюкозы и отложившейся, по их мнению, в образовавшемся теле гриба, уменьшится в три раза (с 1003 г-кал. до 324 г-кал.). При этом отношение количества энергии к количеству углерода в остатке будет очень близко к тому, какое мы имеем в случае щавелевой кислоты. Это показывает, что данные и результаты названных авторов настолько неточны и ненадежны, что едва ли могут приниматься во внимание.

Но если бы даже результаты подсчетов Terroine и Wurmser и были бы в какой-то мере правильными, то они отнюдь еще не дают права на выводы, которые были сделаны этими авторами. Они, как и Molliard и Algera, оценивали энергию, освобождавшуюся при дыхании, по количеству углекислоты, выделявшейся при развитии гриба, принимая энергетический эквивалент ее (в г-кал. на 1 см³ CO_2) равным тому, который соответствует полному сгоранию глюкозы. В случае углеводов и других родственных им соединений такой способ оценки совершенно непригоден, так как не дает и не может дать правильных результатов.

Как весьма обстоятельно показали Tamiya (1932a, 1932b, 1935 и 1942)

и Tamiya и Yamagutchi (1933), в случае веществ, теоретические дыхательные коэффициенты (коэффициенты полного сгорания) которых больше 0.93, количество выделяющейся углекислоты может служить мерилом интенсивности дыхания только тогда, когда фактически наблюдаемые величины дыхательных коэффициентов не отличаются от теоретических, т. е. когда эти вещества окисляются до CO_2 и H_2O и совершенно не используются для синтеза клеточных компонентов. Если же часть указанных веществ потребляется для построения тела организма (что всегда связано с повышением величины дыхательного коэффициента), то интенсивность дыхательного процесса не может определяться по количеству продуцируемой углекислоты.

С другой стороны, углекислота различного происхождения с энергетической точки зрения далеко не равноценна: как достаточно наглядно показывает табл. 1, ее энергетический эквивалент в различных реакциях, особенно связанных с превращением углеводов, колеблется в весьма широких пределах. Это и понятно, ибо, как известно, если не вся выделяющаяся углекислота, то, по крайней мере, бо́льшая ее часть получается в результате декарбоксилирования кетокислот (Bunting и James, 1941; Evans, 1942; James и Bunting, 1941; Krebs, 1942; Krebs и Johnson, 1937; Marsh и Goddard, 1939; Merry и Goddard, 1941; Meyerhof, 1942; Parnas, 1938; Ruhland и Ramshorn, 1938; Tamiya, 1942; Turner, 1937; Werkman и Wood, 1942), образование которых из углеводов связано лишь с весьма умеренным, часто даже довольно слабым, окислением. Последнее-то и влечет за собою освобождение энергии, количество которой полностью зависит от степени этого окисления. Само же отщепление углекислоты, которое ни с поглощением кислорода, ни с окислением непосредственно не связано, выделением сколько-нибудь значительных количеств энергии не сопровождается (Franke, 1933; Parks и Huffman, 1932).[1]

Гораздо более точным и надежным мерилом интенсивности дыхательного процесса в случае указанных выше веществ является количество поглощаемого кислорода (Tamiya, 1932a, 1933, 1935, 1942; Merry и Goddard, 1939). Его энергетический эквивалент в различных реакциях, как показывают данные табл. 1, в противоположность этой величине для углекислоты, колеблется в сравнительно весьма узких пределах. Поэтому оценка энергии, освобождаю-

Таблица 1

Энергетические эквиваленты углекислоты и кислорода в некоторых реакциях окисления.

1) $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O$,
2) $C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2CO_2 + 2CH_3 \cdot CH_2OH$,
3) $C_6H_{12}O_6 + O_2 \longrightarrow 2CO_2 + 2H_2O + CH_3 \cdot CHO$,
4) $C_6H_{12}O_6 + 2O_2 \longrightarrow 2CO_2 + 2H_2O + 2CH_3 \cdot COOH$,
5) $C_2H_5OH + 3O_2 \longrightarrow 2CO_2 + 3H_2O$,
6) $C_{24}H_{50} + 36.5O_2 \longrightarrow 24CO_2 + 25H_2O$.

Реакция	Теплота реакции кг-кал./мол.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Энергетические эквиваленты в г-кал./г	
			CO_2	O_2
1	674.0	1.00	2553.0	3510.4
2	15.2	—	172.7	—
3	116.8	2.00	1327.3	3650.0
4	259.8	1.00	2952.3	4059.4
5	329.4	0.67	3743.2	3431.0
6	3774.8	0.66	3574.6	3231.8

[1] Декарбоксилирование аминокислот до аминов (Franke, 1939; Gale, 1940, 1941; Virtanen, Laine и Rintala, 1940), производимое некоторыми бактериями, как и наблюдавшееся Werkman и Wood (1942) декарбоксилирование янтарной кислоты, происходит в анаэробных условиях и также не сопровождается освобождением значительных количеств энергии.

щейся при дыхании за счет углеводов и подобных соединений, по количеству поглощенного кислорода дает достаточно точные и вполне удовлетворительные результаты, во всяком случае значительно более правильные и надежные, чем оценка по углекислоте.

При использовании же таких веществ, как углеводороды, спирты малой атомности, высшие жирные кислоты и пр., теоретические дыхательные коэффициенты (коэффициенты полного сгорания) которых меньше 0.93, наоборот интенсивность и энергию дыхания можно определять по количеству поглощенного кислорода только тогда, когда фактически наблюдаемые и теоретические величины дыхательных коэффициентов равны, т. е. когда эти вещества нацело сжигаются в процессе дыхания. При использовании же части их для синтеза клеточных компонентов (что всегда имеет следствием понижение величины дыхательного коэффициента) достаточно точным мерилом интенсивности и энергии дыхания является количество выделяющейся углекислоты (Tamiya, 1932a, 1932b, 1935, 1942; Tamiya и Yamagutchi, 1933). Это также легко понять, если принять во внимание следующие два обстоятельства. С одной стороны, для полного окисления части субстрата при дыхании потребляется не весь поглощенный кислород, так как некоторое количество его остается в новообразовавшихся веществах тела, которые в этом случае представляют собою в общем продукты неполного окисления исходного субстрата. С другой стороны, вся выделяющаяся углекислота или, по крайней мере, большая ее часть обязана своим происхождением сильному окислению полностью восстановленных углеродных атомов, которое предшествует отщеплению углекислоты и сопровождается освобождением больших количеств энергии.

В свете изложенного выше, данные и результаты, как Molliard (1922) и Algera (1932), так и, особенно, Terroine и Wurmser (1922, 1932), едва ли можно признать достоверными, а их заключения и выводы — достаточно обоснованными и правильными.

Указанным выше, более правильным и надежным для углеводов способом, по поглощению O_2 определяли количество энергии, освобождающейся при дыхании, Yamamoto и Yamagata (1935) в своем опыте с *Asp. oryzae*. Измерив прямыми способами количества поглощенного кислорода, образовавшейся углекислоты и выделенного тепла в специально сконструированном калориметре, они установили, что построение тела гриба за счет галактозы не только не было связано с поглощением энергии дыхания, но, наоборот, сопровождалось дополнительным освобождением энергии, сверх энергии дыхания. Несмотря на большую убедительность этих результатов, они все же не вполне свободны от некоторых возражений, так как полных балансов энергии и веществ названными авторами сведено не было. Не было исключено полностью также и возможное осложняющее влияние накопления в среде продуктов неполного разложения субстрата (галактозы) (Wohl и James, 1942), хотя здесь этот момент не мог иметь такого значения, как в случае упоминавшихся раньше исследований (Algera, 1932; Molliard, 1922; Terroine и Wurmser, 1922).

Таким образом, хотя результаты всех указанных выше авторов и говорят с большей или меньшей определенностью о том, что энергия, освобождающаяся при дыхании, не накапливается во вновь образующемся теле гетеротрофного организма, однако такое заключение, как недостаточно обоснованное экспериментально, не может считаться окончательным и бесспорным.

Все изложенное выше и побудило нас заново исследовать обсуждаемый вопрос о накоплении энергии дыхания в теле гетеротрофов на основе тех экспериментальных данных, которые в большом количестве были получены нами как за последнее время, так и раньше. Для этой цели были взяты молодые культуры *Asp. flavus* на двух совершенно различных по своим химическим и физическим свойствам источниках углерода — на глюкозе и парафине, так как именно для этого плесневого гриба имеющиеся у нас различные экспериментальные материалы являются наиболее многочисленными и надежными.

Полученные нами недавно для 6-дневных культур *Asp. flavus* на глюкозе цифровые данные для веса вновь образовавшегося тела гриба, теплот сгорания мицелия и коэффициента использования энергии (Таусон, 1945b, табл. 1 и 2, №№ 425—426 и 443—444) чрезвычайно близки к соответствующим величинам, найденным нами раньше для этого гриба в культурах того же возраста (1938c, табл. 1, №№ 330—333). Это превосходное совпадение настолько увеличивает достоверность указанных цифровых данных, что средние для 6-дневных культур, приведенные раньше (Таусон, 1938c), можно считать, в сущности, средними также и для культур такого же возраста, проведенных недавно (Таусон, 1945b). Эти-то данные и были использованы для сведения балансов энергии и веществ при развитии *Asp. flavus* за счет глюкозы. Они были выбраны еще и потому, что в данном случае накопления в среде сколько-нибудь заметных количеств продуктов неполного распада и окисления глюкозы не происходило. Это хорошо видно из тех данных, которые были приведены в более ранней работе (Таусон, 1938c, табл. 1). Остаток глюкозы в 0.1195 г соответствует 447.3 г-кал., тогда как в среде после культуры фактически было найдено 442.5 г-кал.; разница в 4.8 г-кал., лежащая в пределах ошибки опытов и составляющая лишь 0.27% использованной при развитии энергии, настолько незначительна, что ею вполне можно пренебречь. Благодаря этому обстоятельству, дающему возможность свести балансы энергии и веществ значительно точнее и надежнее, чем это было сделано всеми упомянутыми выше исследователями (Algera, 1932; Molliard, 1922; Terroine и Wurmser 1922; Yamamoto и Yamagata, 1935), отпадают те возражения, которые были сделаны по этому поводу Wohl и James (1942).

Таблица 2

Энергетические соотношения при развитии *Asp. flavus* за счет глюкозы (Таусон, 1938c) и парафина (Таусон, 1934)

Субстрат	Потреблено		Вес мицелия (в г)	Запасено в мицелии г-кал	Выделилось г-кал	Коэффициент использования энергии
	в г	г-кал.				
Глюкоза . . .	0.4751[1]	1778.4	0.1880	936.2	842.2	52.64
Парафин . . .	0.3219[2]	3591.2	0.2460	1223.8	2367.4	34.08

Для сведения балансов энергии и вещества при развитии *Asp. flavus* за счет парафина была выбрана 9-дневная культура № 204 (Таусон, 1934, табл. 3), как типичная во всех отношениях. В этом случае оставшийся неиспользованным парафин содержал 12687.3 г-кал., а в среде, в виде растворимых веществ, оставалось еще 225 г-кал. Разница в 21.5 г-кал., составляющая 0.56% использованной энергии или 0.17% ее в остатке, лежит в пределах ошибки калориметрических определений.

Как известно, при развитии на различных субстратах *Asp. flavus* образует желто-оранжевый пигмент как в своем теле, так нередко и в жидкой среде, окрашивая ее в молодых культурах в желтый, а в более старых — в оранжево-буроватый цвет (Tausson, 1925, 1928; Понтович, 1942). Этот пигмент слабо растворим в воде; по своим свойствам он оказался чрезвычайно близким к лактофлавину (Понтович, 1943). С другой стороны, никаких указаний на накопление в среде, особенно в молодых культурах, сколько-нибудь ощутимых количеств воднорастворимых продуктов неполного окисления парафина не имеется, да и по ряду других соображений предполагать такое накопление нет достаточных оснований. Поэтому без особых погреш-

[1] Перечислено на безводную глюкозу с теплотой сгорания в 3743.0 г-кал./г.
[2] С поправкой на образование флавинного пигмента в среде.

ностей и ущерба для точности балансов энергии и веществ мы можем отнести остаток энергии в среде в 225 г-кал. за счет указанного пигмента. Пользуясь формулой строения лактофлавина (Baumann и Stare, 1939; Theorell, 1937), мы можем внести необходимые поправки в балансы энергии и вещества при развитии *Asp. flavus* на парафине в указанной выше культуре.

Данные по газообмену (количества поглощенного кислорода и выделенной углекислоты), необходимые для сведения балансов веществ и энергии, в обоих интересующих нас случаях с достаточной точностью легко могут быть вычислены на основании экспериментально полученного для указанных культур цифрового материала (табл. 2) и элементарного состава тела нашего гриба. Исходя из многочисленных экспериментальных данных (Таусон, 1935, 1938b, 1938d; Tamiya 1942; Yamagata, 1934), мы принимали следующие цифры: C 50.3%; H 7.0%, O 37.5%, N 5.0%, S и P 0.2%. Полученные результаты, вместе с балансом веществ, приведены в табл. 3.

Таблица 3

Газообмен и баланс веществ при развитии *Asp. flavus* за счет глюкозы и парафина (на 1 г образовавшегося мицелия)

Субстрат	Потреблено субстрата (в г)	Поглощено O_2 (в г)	Выделено CO_2 (в г)	Дыхательный коэффициент $\left(\frac{CO_2}{O_2}\right)$	Израсходовано при дыхании (в г)	Использовано в качестве строительного материала (в г)
Глюкоза . . .	2.5271	1.1728	1.8601	1.146	1.0997	1.4274
Парафин . . .	1.3087	2.9990	2.2413	0.540	0.7183	0.5904

Балансы энергии при развитии *Asp. flavus* на глюкозе и парафине приведены в табл. 4, причем количества энергии, освободившейся при дыхании, в соответствии со всеми изложенными выше данными и соображениями, определялись в первом случае по поглощению кислорода, во втором — по выделению углекислоты.

Таблица 4

Баланс энергии при развитии *Asp. flavus* за счет глюкозы и парафина (в г-кал. на 1 г образовавшегося мицелия)

Субстрат	Потреблено с субстратом (S)	Запасено в мицелии (M)	Выделилось фактически ($S-M$)	Выделилось при дыхании (R)	Использовано с пластическим веществом (P)	Разность $(S-M)-R$ или $P-M$
Глюкоза . .	9459	4980	4479	4116	5343	+ 363
Парафин. .	14596	4973	9623	8112	6584	+1161

Из табл. 4 видно, что в обоих случаях разность $(S-M)-R$ положительна, т. е. что при новообразовании мицелия гриба фактически выделяется энергии не только не меньше, но даже значительно больше, чем ее освобождается при дыхании, причем это дополнительное выделение энергии, как отмечалось нами уже раньше (Таусон, 1940; Таусон В. и Таусон Т., 1933), в случае парафина выражено гораздо сильнее, чем на глюкозе.

Следовательно, энергия, освобождающаяся при дыхательном процессе, совершенно не накапливается в образующемся теле гетеротрофного организма. Даже больше того, выделяется и рассеивается в виде тепла не только вся энергия дыхания, но и часть той энергии, которая заключена в веществах

субстрата, непосредственно служащих исходным материалом для построения клеточных компонентов.

Совершенно аналогичные результаты получим мы и в случае упоминавшегося уже опыта Terroine и Wurmser (1922, 1932), если энергию дыхания будем оценивать не по выделению CO_2, а по количеству поглощенного кислорода. Последнее легко может быть вычислено на основании экспериментальных данных этих авторов и с учетом того, что мицелий *Asp. niger* содержит не 40% углерода, как принимали они, а 50% (Таусон, 1935, 1938b, 1938d; Tamiya, 1942; Yamagata, 1934). Тогда оказывается, что после культуры в среде оставалось 0.048 г углерода; это, при содержании 125.0 г-кал. в остатке, дает 2604.2 г-кал. на 1 г С, что весьма близко к соответствующей величине для щавелевой кислоты (2504.2 г-кал.). Поэтому без особой погрешности можно принять, что весь остаток в среде состоял из щавелевой кислоты (Bonnet и Jacquot, 1935). Тогда соответствующие подсчеты приводят к балансу энергии, представленному на табл. 5.

Таблица 5

Баланс энергии при развитии *Asp. niger* за счет глюкозы (по данным Terroine и Wurmser, 1922) (в г-кал. на 1 г образовавшегося мицелия)

Потреблено с субстратом (S)	Запасено в мицелии (M)	Выделилось фактически ($S - M$)	Выделилось при дыхании (по O_2) (R)	Использовано с пластическим веществом (P)	Разность $(S - M) - R$ или $P - M$
7624	4833	2791	2247	5377	+ 544

Таким образом, из всего изложенного достаточно ясно и определенно следует, что энергия дыхания совсем не откладывается в теле растущего гетеротрофного организма. Она вся выделяется и рассеивается в виде тепла так же, как и та часть энергии питательных веществ, которая освобождается при их превращении в компоненты живой клетки. Это заключение вполне согласуется с неоднократно высказывавшимся нами взглядом (Таусон, 1938a, 1939, 1940, 1941, 1945a), что процессы биологического гетеротрофного синтеза всегда протекают экзэргонично (Coryell, 1940) (экзотермично), с выделением энергии.

Если энергия дыхания для синтетических процессов не используется, а полностью теряется для организма, рассеиваясь в виде тепла, то, естественно, возникает вполне законное сомнение в правильности общепринятых представлений о дыхании как самостоятельном процессе, состоящем в полном окислении части субстрата до CO_2 и H_2O и служащем источником энергии для синтетических реакций. Действительно ли выделяющаяся при развитии гетеротрофного организма углекислота обязана своим происхождением этому полному сжиганию части субстрата, а поглощаемый кислород нацело потребляется в этой реакции? Может ли энергия, освобождающаяся при реакциях окисления (дыхания), использоваться в восстановительных (синтетических) реакциях, если эти процессы или реакции материально между собою не связаны, т. е. не имеют никаких общих компонентов в виде атомных группировок или электронов? И, наконец, обусловлено ли увеличение запасов энергии в продуктах синтеза прямым поглощением в этих реакциях той энергии, которая освобождается при одновременно, но более или менее независимо протекающих процессах распада и окисления других молекул субстрата, или оно является неизбежным следствием последовательных изменений химического строения питательных веществ, происходящих экзэргонично (экзотермично) и приводящих к образованию этих продуктов?

Достаточно определенные, хотя, может быть, еще и не окончательные ответы на поставленные вопросы могут быть получены, по нашему мнению,

на основании имеющихся в литературе многочисленных данных о возможных и вероятных путях биологического синтеза некоторых важных и интересных в этом отношении веществ.

Прежде всего, как известно (Bunting и James, 1941; Evans, 1942; Franke, 1939; Gale, 1940, 1941; James и Bunting, 1941; Krebs, 1942; Krebs и Johnson, 1937; Marsh и Goddard, 1939; Meyerhof, 1937, 1942; Parnas, 1938; Ruhland и Ramshorn, 1938; Tamiya, 1942; Turner, 1937, 1938; Werkman и Wood, 1942) и как уже подчеркивалось выше, биологическое образование углекислоты с поглощением кислорода и выделением значительных количеств энергии непосредственно не связано. С другой стороны, ее отщепление всегда имеет следствием возникновение более восстановленных (более бедных кислородом) соединений, относительные (на единицу веса) запасы энергии которых значительно больше, чем у исходных веществ. Наглядными примерами этого могут служить хорошо известные суммарная реакция спиртового брожения (уравнение Gay-Lussac) и реакция декарбоксилирования пировиноградной кислоты:

$$C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_5OH + 2CO_2; \quad \Delta F^\circ_{298} = -54.88 \text{ кг-кал.}$$

$$CH_3 \cdot CO \cdot COOH = CH_3 \cdot CHO \cdot CHO + CO_2; \quad \Delta F^\circ_{298} = -10.93 \text{ кг-кал.}$$

Обе эти реакции, приводящие к концентрированию энергии в одних продуктах и к уменьшению ее запаса в других, с полным правом могут быть названы синтетическими, хотя и протекают экзэргонично, с уменьшением свободной энергии реагирующих систем. Образование более восстановленных и более богатых энергией соединений (спирт, ацетальдегид) из более окисленных (глюкоза, пировиноградная кислота) осуществляется здесь без окисления за счет молекулярного кислорода и без притока энергии извне, т. е. без участия дыхательного процесса.

Последняя из изображенных реакций, в сущности, является завершающим звеном целой цепи реакций превращения углеводной молекулы, которая суммарно может быть изображена уравнением:

$$C_6H_{12}O_6 + O_2 = 2CH_3 \cdot CHO + 2CO_2 + 2H_2O;$$

$$\Delta F^\circ_{298} = -149.06 \text{ кг-кал.}; \quad \Delta H = -166.80 \text{ кг-кал.}$$

В этом сильно экзэргоническом (и экзотермическом) окислительном процессе молекулярный кислород играет (вместо ацетальдегида при нормальном ходе спиртового брожения) роль акцептора водорода, получающегося в результате дегидрирования фосфоглицеринового альдегида в фосфоглицериновую кислоту (Meyerhof, 1937, 1942; Parnas, 1938). В этом случае образование восстановленного продукта (ацетальдегида) осуществляется благодаря окислению, но не в том смысле, что оно является источником энергии для синтетической реакции, которая сама по себе протекает экзэргонично, а в том, что это окисление предохраняет ацетальдегид от восстановления в спирт и делает возможными дальнейшие его превращения.

Конденсация ацетальдегида, как известно, протекает экзэргонично и приводит к образованию таких более сложных соединений, как ацетоин (ацетил-метилкарбинол) (Кузин, 1937; Кузин и Будницкая, 1939, 1940; Elion, 1926; Hirsch, 1922; Neuberg и May, 1923; Silverman и Werkman, 1941; Yamasaki и Karasima, 1937), кротоновый альдегид (Haehn и Kintoff, 1925) и гександиналь (Reichel, 1940). Последние два, по имеющимся данным (Таусон, 1945а; Haehn и Kintoff, 1925; Reichel, 1940), являются промежуточными продуктами при биологическом синтезе высших жирных кислот из углеводов и родственных им соединений. Образование трех указанных, более восстановленных, по сравнению с сахарами, веществ осуществляется путем накопления метильных (и метиленовых) групп, возникающих в результате внутримолекулярной перегруппировки кислородных и водородных атомов при превращении фосфоглицериновой кислоты в фосфопировиноградную (Meyerhof, 1937, 1942; Parnas, 1938; Kalckar, 1941, 1942), происходящем с уменьшением свободной энергии (Таусон, 1945а).

Если весь процесс экзергонической (экзотермической) перестройки глюкозы в гексадиеналь изобразить суммарным уравнением:

$$3C_6H_{12}O_6 + 3O_2 = 2CH_3 \cdot CH:CH \cdot CH:CH \cdot CHO + 10H_2O + 6CO_2$$

$$\Delta F^{\circ}_{298} = -228.76 \text{ кг-кал.}; \quad \Delta H = -397.00 \text{ кг-кал.},$$

то можно притти к заключению, что одна из трех молекул глюкозы полностью окисляется в процессе дыхания до CO_2 и H_2O, давая при этом энергию для эндотермического синтеза гексадиеналя из двух остальных молекул глюкозы, причем „дыхательный коэффициент" окажется равным 2. Но из изложенного выше ясно, что такое заключение было бы неправильным: в действительности здесь нет ни „дыхания", как самостоятельного процесса, служащего источником энергии для синтетических реакций (протекающих экзэргонично), ни полного окисления глюкозы в „дыхательном процессе". Поглощаемый кислород используется не для этого полного сжигания, а выделяющаяся углекислота образуется не в результате подобного окисления. Исчезновение при таком синтезе одной трети исходного субстрата происходит не благодаря полному сжиганию каждой третьей молекулы глюкозы, а является результатом отщепления от каждой молекулы $^1/_3$ углерода в полностью окисленной форме, в виде CO_2. В данном случае единая последовательная цепь экзэргонических реакций приводит к превращению 3 молекул глюкозы в 2 молекулы гексадиеналя, к уменьшению общего запаса энергии в реагирующей системе и к концентрированию оставшейся ее части в продукте синтеза.

Такого рода экзэргонический, нередко даже окислительный и сильно экзотермический процесс накопления метильных и метиленовых групп лежит в основе очень многих биологических синтезов (Таусон, 1939, 1940, 1945а), но может привести к образованию только либо ненасыщенных соединений, вроде кротонового альдегида и гексадиеналя (Таусон, 1945а; Haehn и Kintoff, 1925; Reichel, 1940), либо таких достаточно богатых еще кислородом продуктов, как лимонная и α-кетоглутаровая кислоты (Krebs и Johnson, 1937; Krebs и Kohen, 1939; Evans, 1942; Mothes, 1940). Для синтеза же из углеводов и родственных им веществ таких биологически важных и более восстановленных соединений, какими являются аминокислоты, высшие жирные кислоты и т. д., необходим, кроме того, еще и настоящий, резко выраженный восстановительный процесс гидрирования.

В биологических системах этот процесс осуществляется всегда путем присоединения по месту двойных связей активированного водорода, для которого такие ненасыщенные соединения являются акцепторами (Barron, 1939; Kalckar, 1941, 1942). Необходимый для этого водород получается благодаря дегидрированию другого вещества или другой молекулы того же соединения. Такой переход водорода с донатора на акцептор, осуществляющийся с помощью соответствующих ферментных систем и промежуточных переносчиков, может происходить только в том случае, если он сопровождается уменьшением свободной энергии всей реагирующей системы. При этом запас энергии акцептора увеличивается, а у донатора уменьшается. Смысл и значение этого восстановительного процесса заключаются скорее именно в изменении химического строения акцептора, связанного с присоединением водорода, а не в увеличении запаса энергии в нем, являющемся неизбежным следствием этого присоединения.

Однако, такая типичная восстановительная синтетическая реакция, влекущая за собою значительное увеличение запаса энергии получающегося продукта, совершенно не связана с „дыханием", как самостоятельным процессом, служащим источником энергии и приводящим к полному окислению части субстрата до CO_2 и H_2O. Хорошим примером, типичным для такого рода процессов, может служить образование из α-кетоглутаровой кислоты и аммиака глютаминовой кислоты (Adler, Das, Euler и Heymann, 1938; Adler, Günter и Everett, 1938; Adler, Hellström, Günter и Euler, 1938; Euler, Adler,

Günter и Das, 1938; Franke, 1939; Kalckar, 1941, 1942; Krebs и Cohen, 1939; Mothes, 1940), которая играет важную роль в азотистом обмене как животных (Брауштейн, 1939; Брауштейн и Бычков, 1940; Брауштейн и Крицман, 1937, 1938, 1939; Карягина, 1939; Крицман, 1938, 1939; Adler, Das, Euler и Heyman, 1938; Euler, Adler, Günter и Das, 1938; Krebs и Cohen, 1939), так и высших и низших растений (Adler, Das, Euler и Heyman, 1938; Mothes, 1940; Adler, Günther и Everett, 1938; Adler, Hellström, Günter и Euler, 1938). Оно происходит согласно уравнениям (Euler, Adler, Günter и Das, 1938; Kalckar, 1941, 1942; Mothes, 1940).

$$\underset{\text{α-кетоглутаровая кислота}}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH} + NH_3 \rightleftarrows \underset{\text{α-имино-глутаровая кислота}}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot \overset{\vdots}{\underset{\vdots}{C}}NH \cdot COOH} + H_2O \quad (I)$$

$$\underset{\text{глютаминовая кислота}}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot \overset{\vdots}{\underset{\vdots}{C}}NH \cdot COOH} + 2H \rightleftarrows COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CHNH_2 \cdot COOH \quad (II)$$

Первая реакция является настоящей обратимой (неферментативной) реакцией, точка равновесия которой сдвинута сильно влево (Adler, Das, Euler и Heyman, 1938; Euler, Adler, Günter и Das, 1938); в сторону образования иминоглутаровой кислоты она протекает с уменьшением свободной энергии при определенных соотношениях концентраций реагирующих веществ, именно при относительно низкой концентрации имино-кислоты.

Вторая же реакция оказывается обратимой только в присутствии соответствующего промежуточного переносчика водорода (дигидропиридин-нуклеотида) (Euler, Adler, Günter и Das, 1938; Kalckar, 1941, 1942), и в сторону образования глютаминовой кислоты с уменьшением свободной энергии может итти только при наличии активированного водорода. Образование же последнего требует затраты энергии,[1] так что с общепринятой точки зрения суммарная реакция синтеза глютаминовой кислоты из α-кетоглутаровой кислоты и аммиака

$$COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH + NH_3 \rightarrow COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CHNH_2 \cdot COOH \quad (III)$$

является эндергонической (эндотермической), так как при этой реакции

$$\Delta F^{\circ}_{298} = +29.17 \text{ кг-кал.} \quad \text{и} \quad \Delta H = +34.70 \text{ кг-кал. на моль.}^{2}$$

Следовательно, согласно общепринятому взгляду рассматриваемая синтетическая реакция (как эндергоническая) для своего осуществления требует притока энергии извне, от какого-либо внешнего (для данной реагирующей системы) источника. Таким источником обычно считаются сильно экзэргонические (экзотермические) реакции полного окисления субстрата в процессе дыхания. Конкретно подобного рода источниками энергии могли бы быть отдельные, хорошо известные звенья процесса окислительной диссимиляции углеводов, например окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты (Barron, 1939; Evans, 1942; Kalckar, 1941, 1942):

$$CH_3 \cdot CO \cdot COOH + {}^1/_2O_2 = CH_3 \cdot COOH + CO_2; \quad (IV)$$

$$\Delta F^{\circ}_{298} = -75.26 \text{ кг-кал.}; \quad \Delta H = -70.90 \text{ кг-кал. на моль,}$$

или такие окислительные реакции в цикле Krebs (Krebs и Johnson, 1937; Krebs и Eggleston, 1940; Evans, 1940, 1942; Evans и Slotin, 1940;

---

[1] При всяком окислении путем дегидрирования энергия освобождается при соединении водорода с акцептором (например кислородом); собственно же дегидрирование (отщепление водорода от субстрата) требует затраты некоторого количества энергии, обычно значительно меньшего, чем то, которое выделяется при соединении водорода с акцептором.

[2] Изменения свободной энергии и теплоты реакций во всех случаях вычислялись для стандартных состояний по данным Parks и Huffman (1932), Franke (1933), Evans, Vennesland и Slotin, (1943) и данным, приведенным в „Chemiker-Kalender" (изд. 1931 г.).

Werkman и Wood, 1942; Wood, Werkman, Hemingway и Nier, 1942), как превращение α-кетоглутаровой кислоты в янтарную:

$$COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH + {}^1/_2O_2 = COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH + CO_2; \quad (V)$$

$$\Delta F^\circ_{298} = -75.66 \text{ кг-кал.}; \quad \Delta H = -67.90 \text{ кг-кал.},$$

и окисление яблочной (или фумаровой) кислоты в щавелевоуксусную:

$$COOH \cdot CH_2 \cdot CHOH \cdot COOH + {}^1/_2O_2 = COOH \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH + H_2O; \quad (VI)$$

$$\Delta F^\circ_{298} = -41.02 \text{ кг-кал.}; \Delta H = -46.90 \text{ кг-кал.}$$

Как видно из приведенных данных, при всех указанных реакциях энергии освобождается даже больше, чем необходимо для осуществления восстановительного синтеза глютаминовой кислоты. Казалось бы, что, согласно общепринятой точке зрения, суть дела и заключается именно в том, что эти и подобные экзотермические реакции, составляющие дыхательный процесс, являются источниками энергии для эндотермического синтеза указанной аминокислоты и других ассимиляционных процессов такого же рода. В данном случае часть энергии, освободившейся при дыхании, а именно 34.70 кг-кал. на моль, отложилась бы в продукте синтеза — глютаминовой кислоте.

В действительности же дело обстоит не так. Для восстановления α-иминоглутаровой кислоты в глютаминовую одной энергии недостаточно, необходимо еще присоединение водорода. Значение перечисленных выше „дыхательных субстратов" заключается не только, вернее даже не столько в том, что при их окислении освобождается много энергии, сколько в том, что они являются донаторами водорода для гидрирования этой имино-кислоты. На самом деле, реакции образования глютаминовой кислоты из α-кетоглутаровой кислоты и аммиака при участии указанных веществ, протекают согласно следующим уравнениям:

$$\underset{-196.95}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH} + \underset{-2.62}{NH_3} + \underset{-115.05}{CH_3 \cdot CO \cdot COOH} =$$
$$= \underset{-170.40}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CHNH_2 \cdot COOH} + \underset{-96.21}{CH_3 \cdot COOH} + \underset{-94.10}{CO_2} \quad (VII)$$

$$\Delta F^\circ_{298} = -46.09 \text{ кг-кал}; \quad \Delta H = -36.20 \text{ кг-кал.}$$

$$\underset{-196.95}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH} + \underset{-2.62}{NH_3} + \underset{-196.95}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH} =$$
$$= \underset{-170.40}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CHNH_2 \cdot COOH} + \underset{-178.51}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH} + \underset{-94.10}{CO_2} \quad (VIII)$$

$$\Delta F^\circ_{298} = -46.49 \text{ кг-кал}; \quad \Delta H = -33.20 \text{ кг-кал.}$$

$$\underset{-196.95}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH} + \underset{-2.62}{NH_3} + \underset{-213.57}{COOH \cdot CH_2 \cdot CHOH \cdot COOH} =$$
$$= \underset{-170.40}{COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CHNH_2 \cdot COOH} + \underset{-198.03}{COOH \cdot CH_2 \cdot CO \cdot COOH} + \underset{-56.56}{H_2O} \quad (IX)$$

$$\Delta F^\circ_{298} = -11.85 \text{ кг-кал}; \quad \Delta H = -12.20 \text{ кг-кал.}$$

Во всех приведенных случаях имеет место дегидрирование „дыхательных субстратов", но акцептором водорода служит не кислород, как в реакциях (IV), (V), (VI) и дыхательном процессе, а α-иминоглутаровая кислота. Здесь, следовательно, нет двух более или менее независимых и противоположных с энергетической точки зрения реакций: одной — синтетической, восстановительной и эндотермической (эндэргонической) и другой — окислительной и экзотермической (экзергонической) (IV), (V) или (VI), служащих источником энергии для первой. Есть лишь одна единственная экзотермическая (экзергоническая) реакция перехода водорода от одного из указанных донаторов на α-иминоглутаровую кислоту, которая протекает без поглощения кислорода, но с освобождением значительного количества энергии (тепла). При этом выделение углекислоты происходит не во всех случаях (IX). Получающиеся же в реакциях (VII), (VIII) и (IX) продукты дегидрирования не окисляются обя-

зательно дальше до CO_2 и H_2O, а могут служить исходным материалом для синтеза других клеточных веществ.

При этом несомненно восстановительном, синтетическом процессе (который является весьма типичным примером подобного рода превращения) так же, как и в приведенном выше случае накопления метильных и метиленовых групп, невозможно оценить связанный с ним дыхательный процесс ни с энергетической точки зрения, ни в отношении его интенсивности. Даже больше того, нет никаких данных о его существовании или необходимости: реакция гидрирования α-иминоглутаровой кислоты, протекая экзергонично, для своего осуществления, притока энергии извне не требует и поглощением кислорода не сопровождается. Выделяющаяся же, и то не всегда, углекислота здесь также обязана своим происхождением не полному окислению в процессе дыхания некоторых молекул субстрата, а отщеплению карбоксильных групп α-кетокислот.

Следует подчеркнуть, что описанный процесс образования глютаминовой кислоты из иминоглутаровой нельзя разделять на две, хотя и связанные (сопряженные) между собою, но все же в какой-то мере обособленные, самостоятельные реакции: экзэргоническую реакцию присоединения водорода к акцептору (гидрирование имино-кислоты) и эндергоническую реакцию отнятия водорода от донатора (дегидрирование субстрата). Его надо рассматривать как одну единую реакцию перемещения (с помощью промежуточных акцепторов) водорода с одного вещества (донатора) на другое (акцептор), осуществляющуюся только тогда и только потому, что это перемещение влечет за собою уменьшение свободной энергии системы (освобождение энергии).

Приведенные примеры достаточно типичны для аналогичных процессов синтеза. Поэтому все сказанное применимо в равной степени как к этим последним, так и к тем, которые связаны с менее сильным восстановлением исходных питательных веществ.

Все изложенное выше приводит к выводу, что гетеротрофные синтезы протекают экзэргонично (экзотермично), с выделением энергии, и поэтому для своего осуществления затраты энергии не требуют, и что дыхания, как самостоятельного процесса, приводящего к полному окислению (сжиганию) части субстрата и доставляющего энергию для синтетических процессов, не существует. Есть лишь одна единая, хотя и чрезвычайно сложная цепь последовательных экзэргонических реакций перестройки исходных питательных веществ в компоненты живой клетки, в ходе которых происходит поглощение кислорода, освобождение энергии, выделение углекислоты, образование и даже накопление побочных продуктов, которые при данных условиях для синтетических процессов использованы быть не могут („продукты диссимиляции").

К такому заключению, которое является вместе с тем и ответом на поставленные выше вопросы, мы пришли еще раньше, на основании ряда других данных и соображений (Таусон, 1938а, 1939, 1940).

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
12 VI 1945

ЛИТЕРАТУРА

Беннет-Кларк Т. А. Роль органических кислот в обмене веществ растений. Л., 1938.
Браунштейн А. Е. Биохимия, 4, 669, 1939.
Браунштейн А. Е. и Бычков С. М. Биохимия, 5, 261, 1940.
Браунштейн А. Е. и Крицман М. Г. Биохимия, 2, 242 и 859, 1937; 3, 590. 1938; 4, 303, 1939.
Буткевич В. С. Сб. работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. Изд. АН СССР, 91, 1941.
Карягина М. К. Биохимия, 4, 168, 1939.
Костычев С. П. Физиология растений, 1, 3-е изд., 1937.

Кришман М. Г. Биохимия, **3**, 28 и 603, 1938; **4**, 691, 1939.
Кузин А. М. Биохимия, **2**, 70, 1937.
Кузин А. М. и Будницкая Е. В. Биохимия **4**, 445, 1939; **5**, 309, 1940.
Поптович В. Э. Изв. АН СССР, сер. биол., **3**, 194, 1942; Биохимия, **8**, 297, 1943.
Таусон В. О. Микробиол., **3**, 523, 1934; **4**, 166, 1935; **7**, 445, 1938a; **7**, 75, 1938b; **7**, 113, 1938c; **7**, 360, 1938d; **8**, 1043, 1939; Советск. наука, **9**, 63, 1940; ДАН, **31**, 371, 1941; Микробиол. **14**, 3, 1945a; Об условиях накопления жира и спорообразования у *Aspergillus flavus*, 1945b (в печати).
Таусон В. О. и Таусон Т. А. Микробиол. **2**, 221, 1933.
Adler E., Das N. B., Euler H. und Heyman U. C. r. d. trav. du Laborat. Carlsberg, Sér. chim., **22**, 15, 1938.
Adler E., Günther G. und Everett J. E. Ztschr. f. physiol. Chem., **255**, 27, 1938.
Adler E., Hellström V., Günther G. und Euler H. Ztschr. f. physiol. Chem. **255**, 14, 1938.
Algera L. Recueil d. trav. bot. néerland., **29**, 47, 1932.
Allsopp A. New Phytologist, **36**, 327, 1937.
Barron E. S. G. Physiol. Rev., **19**, 184, 1939.
Baumann C. A. and Stare F. J. Physiol. Rev., **19**, 353, 1939.
Bennet-Clark T. A. New Phytologist, **32**, 37, 128, a. 197, 1933.
Bonnet R. et Jacquot R. C. r. de l' Acad. des Sciences, **200**, 1622 et 1968, 1935; **201**, 1935. Bull. de la Soc. de Chim, Biol., **18**, 1850, 1936.
Bunting A. H. and James W. O. New Phytologist, **40**, 262, 1941.
Chemiker-Kalender, herausgegeb. von J. Koppel, Teil III, 510, Berlin, 1931.
Coryell C. D. Science, **92**, 380, 1940.
Elion E. Biochem. Ztschr., **171**, 40, 1926.
Euler H., Adler, E., Günther G. und Das N. B. Ztschr. f. physiol. Chem., **254**, 61, 1938.
Evans E. A., Jr. Biochem. J., **34**, 829, 1940; A Symposium on Respiratory Enzymes. - The University of Wisconsin Press. Madison, 1942.
Evans E. A. Jr. and Slotin L. J. Biol. Chem., **136**, 301, 1940.
Evans E. A., Jr., Vennesland B. and Slotin L. J. Biol. Chem., **147**, 771, 1943.
Franke W. Biochem. Ztschr., **258**, 280, 1933; Angew. Chem. 52, 703, 1939.
Gale E. F. Biochem. J., **34**, 392, 846a. 853, 1940; **35**, 66, 1941.
Haehn H. und Kintoff W. Chem. d. Zelle und Gewebe, **12**, 115, 1925.
Hirsch J. Biochem. Ztschr., **131**, 178. 1922.
James W. O. and Bunting A. H. New Phytologist, **40**, 268, 1941.
Kalckar H. M. Chem. Rev., **28**, 71, 1941; Biol. Rev., **17**, 28, 1942.
Krebs H. A. Biochem. J., **36**, 303, 1942.
Krebs H. A. and Cohen P. P. Biochem. J. **33**, 1895, 1939.
Krebs H. A. and Eggleston L. V. Biochem. J., **34**, 1383, 1940.
Krebs H. A. and Johnson W. A. Enzymologia, **4**, 148, 1937.
Lockwood L. B. and Moyer A. J. Bot. Rev., 4, 140, 1938.
Marsh P. B. and Goddard D. R. Amer. J. of Bot, **26**, 724 a. 767, 1939.
Merry J. and Goddard D. R. Proc. Rochester Acad. Sci., 8, 28, 1941.
Meyerhof O. Ergebn. d. Physiol., biol. Chem. und exper. Pharmak., **39**, 10, 1937; A Symposium on Respiratory Enzymes. The Univers. of Wisconsin Press. Madison, 1942.
Molliard. M. C. r. Soc. Biol., **87**, 219, 1922.
Mothes K. Planta (Arch. f. wiss. Bot.), **30**, 726, 1940.
Neuberg C. und May A. V. Biochem. Zeitschr. **140**, 299, 1923.
Parks G. S. and Huffman H. M. The Free Energies of Some Organic Compounds. New York, 1932.
Parnas J. K. Enzymologia, **5**, 166, 1938.
Reichel L. Angew. Chem., **53**, 577, 1940.
Ruhland W. und Ramshorn K. Planta (Arch. f. wiss. Botan.), **28**, 471, 1938.
Silverman M. and Werkman C. H. J. Biol. Chem., **138**, 35, 1941.
Tamiya H. Acta Phytochimica, **6**, 227, 1932a; **6**, 265, 1932b; 7, 27, 1933. Le bilan matériel et l'énergétique des synthèses biologiques. Actualités scientifiques et industrielles. **214**. Exposés de Biologie. Paris, 1935. Advances in Enzymology, **2**, 183, 1942.
Tamiya H. und Yamagutchi S. Acta Phytochimica, **7**, 43, 1933.
Tausson W. O. Biochem. Ztschr., **155**, 356, 1925; **193**, 85, 1928.
Terroine E. F. et Bonnet R. Bull. de la Soc. de Chim. Biol., **9**, 588, 1927.
Terroine E. F., Trautmann S., Bonnet R. et Jacquot R. Bull. Soc. Chim. Biol. **7**, 351, 1925.
Terroine E. F. et Wurms R. Bull. Soc. Chim. Biol., **4**, 519, 1922; **14**, 1163, 1932.
Terroine E. F., Wurms R. et Montané J. Bull. Soc. Chim. Biol., **4**, 623, 1922.
Theorell H. Ergebn. der Enzymforsch., **6**, 111, 1937.
Turner J. S. New Phytologist, **36**, 142, 1937; **37**, 232 a. 289, 1938.
Virtanen A. J., Laine T. and Rintala P. Enzymologia, **9**, 53, 1940.
Werkman C. H. and Wood H. G. Advances in Enzymology, **2**, 135, 1942.
Wohl K. and James W. O. New Phytologist, **41**, 230, 1942.

Wood H. G., Werkman C. H., Hemingway A. and Nier A. O. J. Biol. Chem., 142, 31, 1942.
Wurmser R. Oxydations et Reductions. Paris, 1930; Ann. Rev. Biochem., 2, 15, 1933.
Yamagata S. Acta Phytochimica, 8, 107, 1934.
Yamamoto A. und Yamagata S. Acta Phytochimica, 8, 245, 1935.
Yamasaki J. und Karasima T. Enzymologia, 3, 271, 1937.

V. O. TAUSSON. ON THE RELATION BETWEEN THE SYNTHETIC PROCESSES AND RESPIRATION

SUMMARY

It is generally admitted that the dissimilation (respiration) processes, both oxidative and exergonic, secure energy for the endothermic (endergonic) processes of synthesis of the living cell substances. Starting from this idea it is to be expected that that part of energy, which is liberated in the respiratory process, will accumulate again in the newly developing body of the organism. Data of the experiments, carried out by a number of investigators with the view to check the above statements, meet with some very grave and substantial objections and their results can not be considered neither reliable nor certain, and their conclusions — sufficiently grounded or incontestable.

We therefore experimentally investigated the above problem from the very beginning, with due consideration of all those factors and circumstances which might essentially influence the accuracy and reliability of the results obtained. For this purpose balances of energy and substances (carbon) were compared, involved in the development of the mould *Aspergillus flavus*, in dependence on two completely different sources of carbon: glucose and paraffine. The results obtained being absolutely reliable have shown that no accumulation of the respiration energy takes place in the newly synthetized substances of the heterotrophic organism. Moreover, not only all the respiratory energy is liberated and dissipated in the form of heat, but also some part of the energy of the substrate substances which serves directly as the basic material for building the body elements of the growing organism.

The above results, combined with the other data and considerations, suggest conclusions: 1. that the biological heterotrophic syntheses proceed in an exergonic (exothermic) way and are accompanied by the liberation of energy, thus requiring no other energy supply from the outside; and that respiration, as an independent energetic process, serving as a source of energy for the synthetic processes, does not exist at all. There is but a single, integral, though extremely complicated chain of subsequent exergonic reactions of conversion of the primary nutrients into the components of a living cell. In the process of the above transformations we observe an oxygen consumption, accompanied with the liberation of energy, formation of carbonic acid, formation and accumulation of by-products which under given condition cannot be used for the synthetic processes (products of dissimilation).

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1945 Classe des sciences biologiques

И. И. КОЛОСОВ

О МЕХАНИЗМЕ ПОГЛОЩЕНИЯ АНИОНОВ КОРНЕВЫМИ СИСТЕМАМИ РАСТЕНИЙ

(*Представлено академиком* Л. А. Орбели)

Механизму поглощения минеральных веществ корневыми системами уделялось исследователями большое внимание в силу того, что целый ряд принципиально важных вопросов, как, например, физико-химический антагонизм ионов при поступлении веществ в растения, роль pH среды в поглощении веществ, возможность поглощения веществ, находящихся в адсорбированном состоянии в питательном субстрате и т. д., может быть правильно понят только в том случае, если будет изучен механизм поглощения веществ корневыми системами растений.

Над изучением этого механизма работают уже несколько десятков лет. Все имеющиеся работы касались, главным образом, механизма поглощения основных красок и катионов минеральных солей. Можно считать, что к настоящему времени выяснены основные черты механизма поглощения катионов.

Нашими исследованиями (Сабинин и Колосов, 1935; Колосов, 1935, 1936, 1939, 1940) в согласии с работами других авторов (Сабинин, 1923, 1940; Шушак, 1915; Laine, 1934; Lemanszyk, 1926; Czaja, 1935, 1936) установлено, что начальным этапом в поглощении основных красок и катионов минеральных солей растениями является адсорбционное их связывание, сопровождаемое обменом адсорбируемых катионов на ионы, ранее находящиеся на поглощающей поверхности корней.

После начального поверхностного поглощения веществ происходит проникание их внутрь клеток и передвижение к проводящим сосудам корня. Скорость, с которой адсорбируемые вещества передвигаются от поглощающей поверхности к проводящим сосудам корня, приводит нас к заключению, что передвижение веществ внутри корня от одних клеток к другим также происходит путем физико-химического их взаимодействия с коллоидальными веществами клеток (Колосов, 1939).

Начальное поверхностное поглощение веществ и процесс дальнейшего их передвижения к проводящим сосудам корня, а затем и к надземным органам растений находятся в определенной зависимости от состояния и жизнедеятельности как корневых систем, так и ассимилирующих органов растений. К настоящему времени опубликовано весьма большое число работ, доказывающих существование этой зависимости. Имеющиеся работы показывают, что процесс поглощения веществ корневыми системами связан с такими основными факторами жизнедеятельности растения, как дыхание и ассимиляция. Интенсивность поглощения и накопления веществ определяется ходом обмена и процессами роста растения.

Уяснив механизм поглощения основных красок и катионов минеральных солей, мы не можем, однако, составить себе полного и ясного представления об общем процессе поглощения веществ растениями, так как до сих пор остается неизученным механизм поглощения анионов их корневыми системами.

Исходя из представления о мозаичном строении пограничных слоев плазмы, есть основание предполагать, что механизм поглощения анионов аналогичен механизму поглощения катионов. Эти представления основываются на чрезвычайно интересных работах по образованию смешанных пограничных пленок.

Из предложенных в последнее время схем мозаичного строения пограничных слоев плазмы следует указать на схемы Brooks (1938) и Bungenberg - De Jong (цит. по: Сабинин, 1940, Booij, 1940), по которым пограничные слои состоят из белковых и липоидных веществ.

В соответствии с мозаичностью в строении пограничных слоев плазмы и с наличием в этих слоях амфотерных веществ, Brooks говорит о мозаичном расположении противоположно заряженных ионов. Мозаичное расположение противоположно заряженных ионов создает соответствующее мозаичное расположение положительных и отрицательных зарядов на поверхности пограничных слоев плазмы. Lundegardh (1942) также говорит о том, что поверхностные слои протоплазмы состоят из амфотерных коллоидальных веществ. Часть из этих веществ обладает кислотными, а часть—основными свойствами. Количество веществ с основными свойствами несравненно меньше, чем количество веществ с кислотными свойствами. Антипов-Каратаев (1933) указывает на наличие веществ с основными и кислотными свойствами, а следовательно положительных и отрицательных зарядов и на почвенных мицеллах амфолитоидных коллоидов.

Аналогичное мозаичное расположение микроучастков с положительными и отрицательными зарядами мы должны иметь и на поглощающей поверхности корней. Одновременное наличие положительных и отрицательных зарядов на поглощающей поверхности корней приводит к созданию местной разницы потенциалов на этой поверхности.

Ввиду того, что в условиях, при которых обычно выращиваются растения и проводятся опыты по поглощению веществ, pH растворов всегда, как правило, лежит на щелочной стороне от изоэлектрической точки амфотерных коллоидальных веществ, входящих в строение пограничных слоев плазмы клеток корней; на поглощающей поверхности корневых систем преобладают отрицательные заряды. В результате преобладания отрицательных зарядов над положительными зарядами получается суммарно отрицательный заряд всей поглощающей поверхности корней. Но так как поглощающая поверхность корней наряду с отрицательными имеет и положительные заряды, то можно заранее ожидать, что при взаимодействии растворов электролитов с корневыми системами растений анионы, так же, как и катионы, будут поглощаться поверхностью корней путем адсорбции. Сабинин (1940) приходит к определенному выводу о том, что и к поглощению анионов есть все основания применить представления о полярной адсорбции ионов.

В связи с тем, что в обычных условиях наших экспериментов отрицательные заряды преобладают над положительными зарядами поверхности корней, адсорбционное поглощение анионов, при небольших отрезках опытного времени, бывает несравненно меньше, чем поглощение катионов, и это обстоятельство сильно затрудняет изучение механизма поглощения анионов.

Если поглощение анионов и катионов корневыми системами растений действительно зависит от соотношения положительных и отрицательных зарядов амфотерных коллоидальных веществ, то соответствующим изменением в условиях внешней среды можно вызвать и изменение в поглощении ионов.

Известно, что характер диссоциации амфотерных белковых веществ зависит от pH внешнего раствора: при сильном сдвиге pH в щелочную сторону от изоэлектрической точки белков наблюдается такой тип их диссоциации, когда белки приобретают отрицательный заряд и адсорбируют преимущественно катионы, а при сильном сдвиге pH в кислую сторону от

изоэлектрической точки, благодаря иному типу диссоциации, белки приобретают положительный заряд и адсорбируют уже преимущественно анионы. Отсюда следует, что путем изменения реакции среды можно получить и соответствующее изменение в поглощении ионов.

В литературе имеется много данных по влиянию pH среды на поглощение основных красок и на прижизненное окрашивание клеток растений кислыми красками.

Так, Drawert (1937) изучал поглощение кислого фуксина и толуидин-блау фиксированными клетками водорослей спирогиры, листьями элодеи и другими объектами при различном pH (от 1.5 до 11.5) растворов краски. Им было установлено, что при варировании pH раствора краски в пределах от 5.5 до 11.5 не наблюдается заметного поглощения кислого фуксина опытными объектами. Кислый фуксин начинает поглощаться только при pH 4.5—4.7, и затем с понижением pH раствора краски интенсивность окраски изучаемых тканей все время повышается. В поглощении основной краски толуидин-блау наблюдалась обратная зависимость, а именно: при варировании pH раствора в пределах от 1.5 до 4.7 не происходило поглощения основной краски и только при pH 4.7 и выше обнаруживалось явное поглощение этой краски, увеличивавшееся с повышением pH раствора.

В работах Strugger (1935, 1936, 1940) и Drawert (1940) получены интересные данные и по влиянию pH среды на проникание основных красок в живые клетки растительных тканей. В этих работах было показано, что при низком значении pH, при сдвиге его в кислую сторону от изоэлектрической точки изучаемых тканей, окрашиваются только мембраны клеток. При повышении pH и сдвиге его в щелочную сторону от изоэлектрической точки краска проникает уже внутрь клеток и окрашивает цитоплазму, ядра и вакуоли. При этом, чем выше значение pH, тем быстрее проникает краска и интенсивнее окрашивается внутреннее содержимое клеток.

Влияние pH на прижизненное окрашивание клеток растительных тканей кислыми красками посвящены работы Strugger (1938), Rehm (1938), Küster (1940), Yamaha и Nomura (1939).

Все эти работы, в согласии с указанной работой Drawert, устанавливают определенную зависимость в поглощении кислых красок живыми тканями и проникании этих красок внутрь растительных клеток. Заметное поглощение кислых красок и проникание их внутрь клеток начинается при pH раствора ниже изоэлектрической точки ткани. При этом, чем ниже pH и чем дальше сдвинуто оно в кислую сторону от изоэлектрической точки изучаемых объектов, тем больше поглощается кислой краски и тем интенсивнее окрашивается содержимое клеток. Аналогичная зависимость наблюдается и в поглощении анионов и катионов минеральных солей от изменения pH внешнего раствора. При щелочной реакции раствора, как правило, относительно больше поглощается катионов, а при кислой реакции — анионов. В этом направлении было проведено весьма большое число исследований и в большинстве случаев были получены сходные результаты.

В работах Сабинина (1923, 1925), Pirschle и Mengdel (1931), Колосова (1935) показано, что чем кислее реакция опытного раствора, тем больше поглощается анионов минеральных солей корневыми системами растений, и, наоборот, чем щелочнее реакция среды, тем менее поглощается анионов.

Таким образом, все приведенные работы подтверждают выше развитые нами представление о решающей роли электрохимических сил в начальном этапе поглощения веществ корневыми системами растений. Высказанное нами предположение о том, что анионы так же, как и катионы, поглощаются путем адсорбции, очевидно является правильным.

Подтверждением этого могут служить полученные нами данные относительно влияния антисептиков на поглощение катионов и анионов корневыми системами растений (Колосов, 1939, 1940). Изобутиловый спирт, как поверхностно-активное вещество, в силу конкуренции в адсорбции сильно умень-

шал поглощение аниона PO_4. Последние работы Schlenker (1942), Coleman (1942) и Graham и Albrecht (1943) устанавливают возможность поглощения растениями адсорбированных анионов NO_3, SO_4 и PO_4 из питательного субстрата, как это было показано работами Jenny (1933), Jenny и Overstreet (1938) и в последнее время Ратнером (1944a и 1944b) в отношении катионов. Все это делает вполне обоснованным высказанное уже нами предположение о наличии общих черт в механизме поглощения катионов и анионов.

Но все изложенные данные, как косвенные, не дают нам возможности составить определенное заключение о механизме поглощения анионов. Для этого требуется проведение специальных исследований по типу тех, которые проводились нами ранее при изучении механизма поглощения катионов.

В настоящей работе мы поставили основной своей задачей выяснение механизма поглощения кислых красок и анионов минеральных солей. Эта работа протекала в следующих направлениях:

1) наблюдения за ходом поглощения кислых красок и анионов минеральных солей во времени,

2) установление зависимости в поглощении кислых красок и анионов минеральных солей от их концентрации во внешнем растворе,

3) изучение обмена ионов при поглощении анионов и

4) выяснение роли катионов в поглощении анионов.

Все исследования проводились с проростками овса и с растениями кукурузы и сахарной свеклы.

Методика исследований

Опытные растения кукурузы и сахарной свеклы выращивались в водных культурах на питательной смеси Гельригеля. Проростки овса выращивались обычно на водопроводной воде, подкисленной до pH = 3.8 или на дестиллированной воде с pH = 3.8. Подкисление воды, в которой выращивались проростки, производилось с той целью, чтобы получить проростки с корнями, обедненными основаниями. Для некоторых опытов проростки выращивались на дестиллированной воде без подкисления. В процессе выращивания проростков производилась частая смена воды.

Корни растений перед лабораторными опытами отмывались дестиллированной водой, затем на 18—20 часов, а иногда и на больший срок они погружались в дестиллированную воду, после чего еще раз тщательно отмывались и брались для опыта.

Каждый опыт сопровождался предварительным определением объема корней по методу Сабинина и Колосова (1935). Соотношение объема раствора (V_p.) к объему корней ($V_к$.) в опытах было постоянным, за исключением специальных опытов, о которых будет сказано ниже. Сохранение постоянного отношения V_p.-раствора к $V_к$.-корней позволяет получить более точные и сравнимые результаты при изучении поглощения исследуемых веществ.

При проведении опытов производилось продувание растворов с помощью электрического масляного насоса. Продувание раствора воздухом обеспечивало корневую систему кислородом и создавало равномерность концентрации опытного раствора.

О характере поглощения анионов и кислых красок мы делали заключение по изменению их концентрации во внешнем растворе. В качестве изучаемых веществ нами были взяты кислая оранжевая I краска и анионы NO_3 и PO_4. Все эти вещества определялись колориметрически. Ион NO_3 определялся по Гранваль-Ляжу, PO_4 — по Fiske — Subarow. Концентрация и pH опытных растворов будут указаны при обсуждении результатов опытов.

Результаты исследований

Изложение результатов своих исследований мы будем производить в порядке последовательности тех задач, которые были поставлены в данной работе.

1. Наблюдения за ходом поглощения кислой краски и анионов NO_3 и PO_4 во времени

Известно, что адсорбционное поглощение веществ характеризуется тем, что в первые промежутки времени поглощается наибольшее количество адсор-

бируемого вещества, так как процесс адсорбции проходит весьма быстро. Затем это поглощение резко уменьшается и через некоторый период времени почти совершенно прекращается, в связи с насыщением поглощающей поверхности адсорбента адсорбируемым веществом. При графическом изображении хода адсорбционного поглощения веществ во времени на единицу адсорбента получаются характерные логарифмические кривые. Аналогичного характера кривые мы получали при изучении поглощения катионов и основных красок

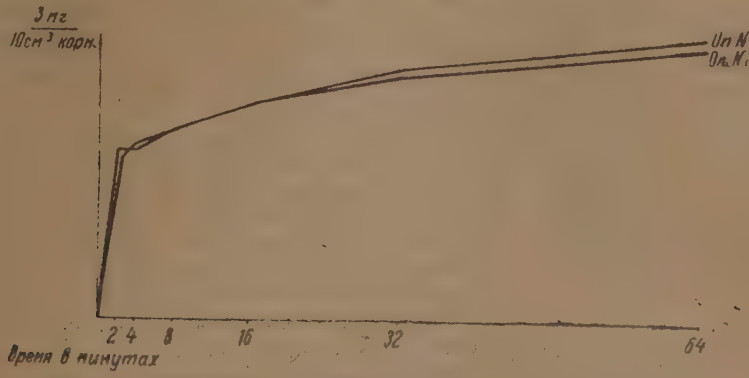


Рис. 1. Поглощение кислой оранжевой краски во времени.

во времени корневыми системами растений. Получаемые нами кривые, конечно несколько отличались от кривых чисто физико-химических опытов, в связи с исключительной сложностью и специфическими особенностями исследуемого нами адсорбента — корневой системы растений.

В целях выяснения характера процесса поглощения анионов растениями, мы также начали свои исследования, прежде всего, с наблюдения за ходом поглощения анионов во времени.

Исходя из того, что адсорбционное поглощение веществ зависит от степени насыщенности ими адсорбента, мы в первых двух опытах исследовали поглощение проростками овса вещества, которого нет в корнях растений, — кислой оранжевой I краски. Наши наблюдения за плазмолизом клеток корней показали, что кислая оранжевая I краска в применяемых концентрациях не оказывает заметного вредного действия на клетки корней.

В этих опытах мы применяли 0.0002 н. растворы краски. Исходное pH раствора = 3.8. Для каждого промежутка времени в опыте бралось 12 проростков. Результаты опыта приведены в табл. 1 и на рис. 1.

Таблица 1

№№ опытов	Поглощено оранжевой краски в мг на 10 см³ объема живых корней проростков овса за время					
	2 минуты	4 минуты	8 минут	16 минут	32 минуты	64 минуты
1	1.78	1.79	2.00	2.29	2.69	3.04
2	1.69	1.83	2.04	2.30	2.58	2.92
	1.73	1.81	2.02	2.30	2.63	2.98

Из табл. 1 и рис. 1 видно, что наибольшее поглощение краски происходит в первые промежутки времени, а затем оно резко уменьшается, но все же продолжается и во все последующие промежутки опытного времени.

Разномерное поглощение краски, после начального адсорбционного ее поглощения, связано с проникновением адсорбируемой краски внутрь клеток корней.

Таблица 2

№№ опытов	Дата проведения опытов	Поглощено PO_4 в мг на 10 см³ объема живых корней проростков овса за время											
		2 минуты		4 минуты		8 минут		16 минут		32 минуты		64 минуты	96 минут
1	8 VIII 1944	0.136 0.157	0.146	0.211 0.216	0.213	0.236 0.258	0.247	0.274 0.273	0.273	0.300 0.286	0.293	0.341 0.368	0.354	0.416 0.470	0.443
2	То же														
3, 4, 5	15 VIII 1944	0.121 (± 0.002)		0.148 (± 0.002)		0.172 (± 0.0041)		0.186 (± 0.004)		0.204 (± 0.0087)		0.292 (± 0.024)			

Аналогичные опыты по изучению хода поглощения веществ во времени мы провели с анионами PO_4 и NO_3. Определялось поглощение этих ионов из растворов солей KH_2PO_4 и KNO_3. Для выяснения характера поглощения аниона PO_4 было проведено всего 5 опытов, из которых 2 опыта с 0.0004 н. раствором при pH = 4.5 и 3 опыта с 0.0002 н. раствором при pH = 4.8. Наблюдение за ходом поглощения иона NO_3 было проведено в 3 опытах с использованием 0.0002 н. раствора при pH = 5.8.

Полученные в этих опытах данные приведены в табл. 2 и на рис. 2 и 3.

Как видно из данных табл. 2 и рис. 2 и 3, ход поглощения анионов PO_4 и NO_3 в основном имеет такой же характер, как и поглощение кислой оранжевой краски во времени, а именно: наибольшее количество ионов PO_4 и NO_3 поглощается в начальный двухминутный период времени. Затем в последующие промежутки опытного времени это поглощение все время резко уменьшается, что наблюдалось нами и при поглощении оранжевой окраски. Такой ход поглощения веществ во времени является характерным для хода адсорбционного процесса. Поэтому на основании приведенных данных можно сделать заключение, что как поглощение кислой оранжевой краски, так и поглощение анионов PO_4 и NO_3 корневыми системами растений является поверхностным адсорбционным поглощением.

2. Установление зависимости в поглощении кислой оранжевой краски и аниона PO_4 от их концентрации во внешнем растворе

Если начальным этапом в поглощении анионов, как и катионов, является адсорбция, то при проведении соответствующих опытов можно установить характерную зависимость в поглощении анионов от их концентрации во внешнем растворе. Эта зависимость выражается в том, что при меньших концентрациях поглощается относительно большее количество вещества, чем при более высоких концентрациях его в растворе. При графическом изображении этой зависимости получается типичная логарифмическая кривая или прямая, если на оси координат откладывать логарифмы получаемых величин в опыте.

Следующие наши опыты и были проведены с целью установления зависимости в поглощении анионов от их концентрации во внешнем растворе.

Для опыта были взяты также проростки овса. Было проведено 6 опытов с кислой краской и 5 опытов с KH_2PO_4. pH исходного раствора краски = 3.8, а раствора KH_2PO_4 = 4.5. Концентрация опытного раствора изменялась от 0.0001 н. до 0.001 н.

Необходимо заметить, что в наших опытах с изменением концентрации раствора изменялся соответственно и объем этого раствора, так как при всех концентрациях бралось одинаковое исходное количество изучаемого вещества. Так, например, если концентрация опытного раствора увеличивалась в 2—3 раза, то, чтобы иметь равное исходное количество адсорбируемого вещества, приходилось объем данного раствора соответственно уменьшать в 2—3 раза.

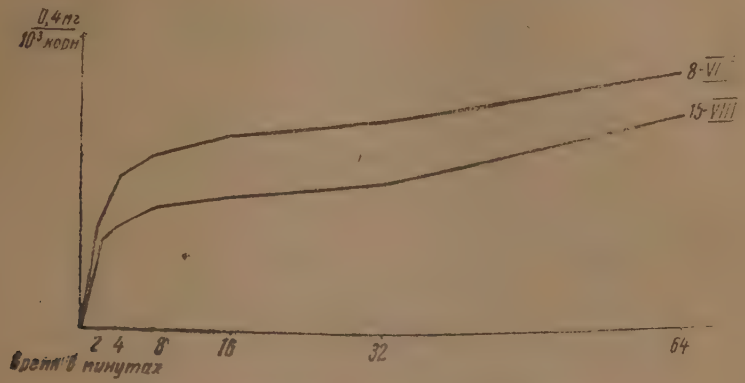


Рис. 2. Поглощение аниона PO_4 во времени.

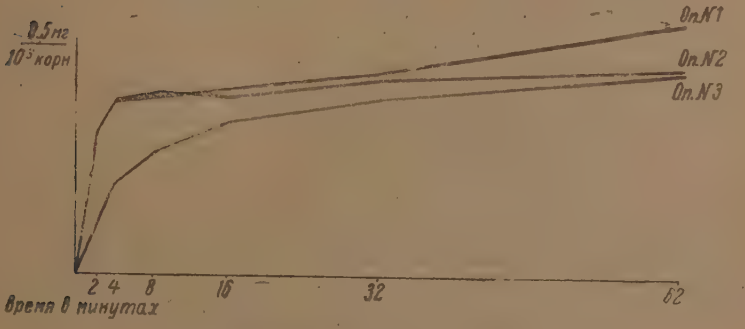


Рис. 3. Поглощение аниона NO_3 во времени.

Аналогичные физико-химические опыты были проведены Рабинерсоном (1935), изучавшим адсорбцию уксусной, янтарной и соляной кислот на активированном угле и адсорбцию $BaCl_2$ на н.-каолине. В его опытах при постоянной навеске адсорбента и неизменном исходном количестве адсорбируемых веществ менялся объем дистиллированной воды, взятой для растворения этих веществ. Увеличение объема воды для растворения одинаковых количеств адсорбируемых веществ вызывало соответствующее уменьшение их концентрации. Следовательно, в опытах Рабинерсона устанавливалась зависимость в адсорбции изучаемых веществ не только от изменения объема, но и от изменения концентрации раствора этих веществ. Получаемые результаты по адсорбции Рабинерсон связывал только с изменением объема раствора. Выражая их графически, он откладывал на координатах логарифмы количеств адсорбированного вещества (lg X) и логарифмы объемов раствора (lg V). Для всех изучаемых веществ им была получена прямолинейная зависимость в их адсорбции от изменения объема раствора. Эта зависимость выражается эмпирической формулой $\lg X = \lg K - \frac{1}{n} \lg V$ или $X = KV^{-\frac{1}{n}}$. Приведенная формула, выражающая зависимость в адсорбции вещества от изменения объема раствора, по существу является уравнением Freindlich $K = KC^{\frac{1}{n}}$ — зависимости адсорбции вещества от концентрации раствора. В этом уравнении значение концентрации заменено значением обратной величины объема раствора.

Результаты наших опытов по поглощению оранжевой краски и аниона PO_4 приведены в виде кривых на рис. 4 и 5.

На этих рисунках кривые выражают зависимость в поглощении изучаемых веществ от изменения их концентрации в растворе. Как показывают кривые, во всех случаях при меньших концентрациях раствора наблюдается относительно большее поглощение веществ, чем при более высоких их кон-

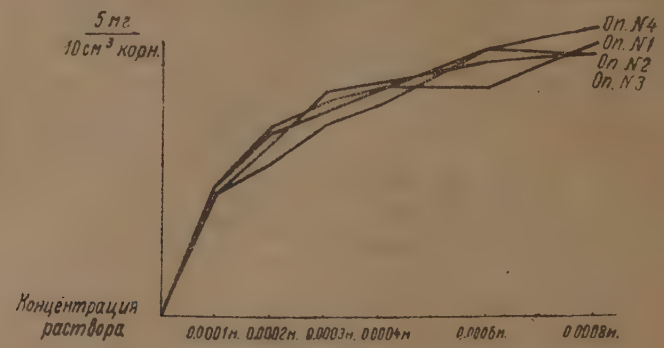


Рис. 4. Зависимость в поглощении кислой оранжевой краски от ее концентрации во внешнем растворе.

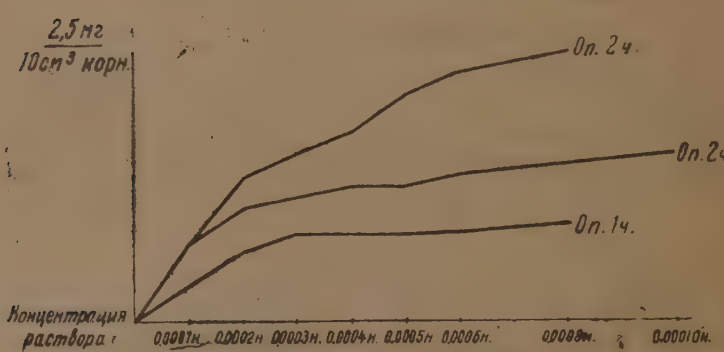


Рис. 5. Поглощение аниона PO_4 в зависимости от его концентрации во внешнем растворе.

центрациях. Все приведенные кривые, являющиеся по своему типу в основном логарифмическими кривыми, как и в предыдущих опытах, говорят о поверхностном адсорбционном характере поглощения как кислой краски, так и аниона PO_4.

Приведенные данные по поглощению кислой краски мы попытались также изобразить графически по уравнению Рабинерсона. Обсуждение результатов опытов Рабинерсона показали, что данные по адсорбции при изменении объема и концентрации раствора адсорбируемого вещества можно выражать в зависимости от обеих этих переменных величин. Если в наших опытах мы действительно имеем дело с адсорбционным поглощением кислой краски корневой системой растений, то при откладывании на оси координат логарифмов количеств поглощаемой краски и объемов ее раствора, должна получиться прямолинейная (или близкая к прямолинейной) зависимость в изменении этих величин.

Как видно из рис. 6, действительно получается почти прямолинейная зависимость в поглощении краски от изменения объема ее раствора. Мы не ожидали получения строго прямолинейной зависимости, так как нам приходится иметь дело с живым, весьма сложным адсорбентом. К тому же очень трудно со-

хранить равномерность концентрации опытного раствора, в котором находится корневая система растений.

Подытоживая все приведенные данные по поглощению изучаемых веществ во времени и при разных их концентрациях в растворе, мы считаем возможным сделать определенное заключение о том, что начальное поглощение анионов, как и катионов, является поверхностным адсорбционным поглощением.

Установив адсорбционный характер начального поглощения анионов, далее следовало выяснить, сопровождается ли это поглощение обменом с ионами поглощающей поверхности корней. Разрешению данного вопроса и посвящены опыты следующего раздела нашей работы.

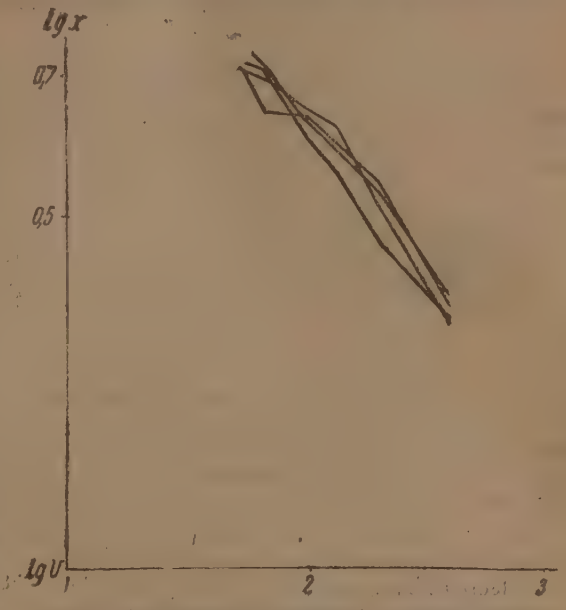


Рис. 6. Поглощение оранжевой краски в зависимости от изменения объема ее раствора.

3. Обмен ионов при поглощении анионов корневыми системами растений

Работами ряда исследователей установлено, что адсорбционное поглощение катионов минеральных солей корневыми системами растений сопровождается обменом этих катионов с ионами поглощающей поверхности корней (Jenny, 1933; Jenny и Overstreet, (1938); Lemanczyk, 1926; Сабинин и Колосов, 1935; Сабинин, 1940). Исходя из того, что механизм поглощения анионов имеет общие черты с механизмом поглощения катионов, можно было предполагать, что поглощение анионов также, очевидно, сопровождается обменом с ионами поглощающей поверхности корней. Такое предположение отвечает данным Hoagland, Hibbard и Davis (1926) об эквивалентном замещении хлора, выделенного из клеток *Nitella* Cl поступившим из внешнего раствора Br, о зависимости прижизненного окрашивания клеток кислыми красками от pH раствора и о влиянии на поглощение анионов минеральных солей. В связи с тем, что все эти данные не могут служить прямым доказательством обменного характера поглощения анионов, мы поставили ряд специальных опытов для выяснения этого вопроса.

Прежде всего нами были проведены исследования по изучению вытеснения кислой краски с поверхности корней. Вытеснение краски из корней мы производили OH-ионами в водопроводной и дестиллированной воде.

Для этого корневая система растений кукурузы предварительно насыщалась кислой оранжевой I краской, затем после тщательного отмывания дестиллированной водой погружалась на 10 мин. в водопроводную и дестиллированную воду с различным pH.

Если кислая краска, поглощаемая корневой системой, может быть обратно вытеснена из корней, то нужно было ожидать определенной зависимости в этом вытеснении от концентрации OH-ионов. Из опытов по поглощению веществ при разном pH раствора известно, что повышение концентрации OH-ионов обычно вызывает уменьшение поглощения кислых красок и анионов минеральных солей.

В соответствии с указанным влиянием OH-ионов на поглощение анионов при изучении вытеснения кислой краски из корней нужно ожидать увеличения количества выделенной краски с повышением pH опытного раствора.

Полученные нами данные (табл. 3 и 4) показывают, что увеличение pH дестиллированной воды действительно вызывает значительно большее выделение краски из корней.

В некотором противоречии с указанными данными находятся результаты третьего варианта опытов (табл. 3) с выделением кислой краски в водопро-

Таблица 3

Опыт от 12 IX 1944

№№ вариантов	Опытные растворы	pH раствора	Выделено краски	
			в мг на 100 см³ корней	в % от 1-го варианта
1	Дестиллированная вода	3.8	1.97	100
2	Дестиллированная вода	5.8	7.40	375.6
3	Водопроводная вода	7.8	3.92	198.98
4	Раствор K_2SO_4 0.2 н.	4.8	2.75	139.6

Таблица 4

Опыт от 2 X 1944

№№ вариантов	Опытные растворы	pH раствора	Выделено краски	
			в мг на 100 см³	в % от 1-го варианта
1	Дестиллированная вода	4.8	1.22	100
2	Дестиллированная вода	7	1.76	144.3

водной воде. Несмотря на то, что pH водопроводной воды выше, чем pH дестиллированной воды, во втором варианте (в водопроводной воде pH 7.8) краски выделялись почти в 2 раза меньше, чем в дестиллированной воде при pH 5.8. Наблюдаемое несоответствие в выделении краски в третьем варианте с величиной pH опытного раствора связано, очевидно, с наличием в водопроводной воде катионов Ca и Mg, которые уменьшают вытеснение краски в связи с положительным их влиянием на поглощение этой краски. Как увидим дальше, нами получены вполне определенные данные о положительном влиянии катионов K, Ca и Ba на поглощение кислой оранжевой краски корнями растений.

Установив обратимый характер поглощения кислой оранжевой краски и возможность ее вытеснения ионами OH, было необходимо далее, путем проведения прямых опытов, выяснить, сопровождается ли поглощение анионов обменом с ионами поглощающей поверхности корней, как это наблюдается при поглощении катионов.

Для облегчения решения данного вопроса корневая система предварительно насыщалась только одним анионом. Для этого растения перед опытом погружались в 0.0008 н. раствор KH_2PO_4 вначале на 30 мин., а затем, после смены раствора, еще на 15 мин. После этого корневая система тщательно отмывалась дестиллированной водой и погружалась в раствор KNO_3. В опыте учитывалось поглощение аниона NO_3 и вытеснение им иона H_2PO_4 из корней (табл. 5).

Данные табл. 5 показывают, что при поглощении аниона NO_3 как проростками овса, так и растениями сахарной свеклы происходит вытеснение аниона H_2PO_4 из корней. В условиях наших опытов количество вытесняемого

иона H_2PO_4 было почти эквивалентно количеству поглощаемого аниона NO_3. На основании этого можно сделать заключение, что поглощение анионов растениями сопровождается обменом с ионами поглощающей поверхности корней. Поглощаемые анионы могут обмениваться с самыми разнообразными ионами поглощающей поверхности корней, как, например, с HCO_3, с ионами

Таблица 5

№№ опытов	Опытные растения	Возраст растений	Дата опыта	Продолжительность опытов	Концентрация опытного раствора KNO_3	Поглощено NO_3 на 1 см³ корней		Вытеснено H_2PO_4 из 1 см³ корней	
						в мг	в м-экв.	в мг	в м-экв.
1	Проростки овса	18 дней	23 VII 1944	5 мин.	0.0004 н.	0.0278 ±0.00023	$4.47 \cdot 10^{-4}$	0.0476 ±0.00043	$4.90 \cdot 10^{-4}$
2	Сахарная свекла	150 дней	5 XI 1944	20 мин.	0.0002 н.	0.265 ±0.017	$4.27 \cdot 10^{-3}$	0.408 ±0.026	$4.20 \cdot 10^{-3}$

органических кислот и с анионами минеральных солей, ранее поглощенных растением. Поэтому при определении только какого-либо одного из вытесняемых анионов мы можем не получить эквивалентности в обмене ионов при поглощении анионов. Полученная эквивалентность в обмене ионов при поглощении NO_3 в наших опытах при учете только одного вытесняемого аниона H_2PO_4 объясняется специфичностью условий проводимых опытов.

Если анионы при поглощении адсорбирующей поверхностью корней вытесняют ранее находящиеся там ионы, то можно установить определенную зависимость в этом вытеснении от валентности вытесняющих анионов.

В целях выяснения этой зависимости мы провели следующий опыт: корневая система сахарной свеклы, как и в предыдущем опыте, насыщалась предварительно анионом H_2PO_4 из раствора 0.0008 н. KH_2PO_4. Затем, после тщательного отмывания корней дистиллированной водой, они погружались на 20 мин. в 0.001 н. растворы KCl и K_2SO_4. В этих растворах определялся только ион фосфора, вытесненный из корней.

Из данных, приведенных в табл. 6, ясно видно, что двухвалентный анион вытесняет больше иона фосфора, чем одновалентный ион Cl.

Таблица 6

№№ вариантов	Опытные растворы	Вытеснено аниона H_2PO_4 в мг из 100 см³ корней	Вытеснено в % от 1-го варианта
1	KCl	3.33 ± 0.36	100
2	K_2SO_4	4.44 ± 0.71	133

Таким образом, данные этого опыта подтверждают сделанный нами выше вывод об обменном характере поглощения анионов.

В предыдущем разделе нашей статьи говорилось о том, что поглощение анионов является поверхностным адсорбционным поглощением. Результаты только что приведенных опытов позволяют сделать заключение об обменном характере этого поглощения. Но необходимо заметить, что при известных условиях опыта возможно поглощение какой-то части анионов и без их обмена на ионы адсорбирующей поверхности корней.

Такое поглощение анионов без обмена на ионы поглощающей поверхности корней может иметь место при следующих условиях:

1) при относительно высоких концентрациях поглощаемых анионов во внешнем растворе и быстром их физико-химическом и физиолого-биохимическом связывании внутри клеток растений, когда временно может происходить только односторонний поток ионов из внешней среды в корни растений; в этом случае адсорбирующая поверхность будет содержать преимущественно только поглощаемые ионы и частично ионы H' и HCO'_3, образуемые в процессе метаболизма клеток;

2) поглощение анионов без обмена на ионы поглощающей поверхности корней возможно при одновременной их адсорбции с катионами, когда адсорбируемые катионы увлекают за собой и анионы, находящиеся в растворе.

Отсюда следует, что можно ожидать положительного влияния катионов на поглощение анионов. В следующем разделе нашей статьи и будет показано это влияние катионов.

4. Влияние катионов на поглощение кислой оранжевой краски и аниона NO_3

В работах ряда исследователей показано (Asprey, 1933; Lundegardh, 1932; Niklewski и др., 1928; Сабинин и Колосов, 1935; Колосов, 1935), что при поверхностном адсорбционном поглощении катионов весьма важное значение имеет физико-химический антагонизм ионов. Этот антагонизм ионов выражается в том, что однозначные по заряду ионы, присутствующие в растворе, мешают адсорбционному поглощению катионов. Благодаря конкуренции ионов в поглощении они уменьшают адсорбцию изучаемых катионов. Сила физико-химического антагонизма ионов при их поглощении определяется валентностью и адсорбционной активностью этих ионов и концентрацией и соотношением их в растворе.

Исходя из того, что механизм поглощения анионов имеет общие черты с механизмом поглощения катионов, можно было заранее предположить наличие физико-химического антагонизма ионов и при адсорбционном поглощении анионов. Данные о влиянии pH и поверхностно-активных веществ на поглощение анионов служат примером такого антагонизма.

С целью изучения антагонизма ионов при поглощении анионов нами был проведен опыт по определению адсорбции кислой оранжевой краски в присутствии солей калия с анионами разной валентности. Если анионы оказывают существенное влияние на начальное адсорбционное поглощение кислой краски, то мы должны получить определенное различие в этом поглощении в присутствии анионов разной валентности.

Для этого приготовлялись 0.00012 н. растворы краски на дестиллированной воде и на 0.12 н. растворах KCl, K_2SO_4 и KH_2PO_4 и изучалось поглощение краски растениями кукурузы из этих растворов. pH во всех растворах было равно 4.8, продолжительность опыта 30 мин.

Таблица 7

№№ вариантов	Опытный раствор краски	Поглощено краски в мг на 100 см³ корней кукурузы	Поглощено в % от контроля
1	На дестиллированной воде	5.50 ± 0.19	100
2	На растворе KCl	12.90 ± 0.17	235
3	На растворе K_2SO_4	14.10 ± 0.58	258
4	На растворе KH_2PO_4	13.60 ± 0.61	247

Приведенные в табл. 7 данные показывают, что не наблюдается никакого различия в поглощении краски из растворов солей калия с анионами разной валентности. Вообще же присутствие солей калия в среднем в 2.5 раза увеличивает поглощение кислой краски в сравнении с поглощением ее из раствора на дистиллированной воде. На основании этого мы высказали предположение, что в условиях нашего опыта из присутствующих ионов доминирующее влияние на поглощение кислой оранжевой краски оказывал катион калия применяемых солей. Отсюда нельзя, конечно, сделать общего вывода о том, что анионы не влияют на поглощение других ионов.

Если катионы действительно оказывают большое положительное влияние на поглощение кислой окраски, то легко установить роль валентности и адсорбционной активности катионов в их влиянии на поглощение кислой оранжевой краски. Для этого изучалось поглощение кислой краски растениями кукурузы и сахарной свеклы из 0.0001 н. раствора краски на дистиллированной воде и на 0.05 н. растворах KCl, $CaCl_2$ и $BaCl_2$. pH всех растворов равнялось 5.0. Продолжительность опыта 20 мин.

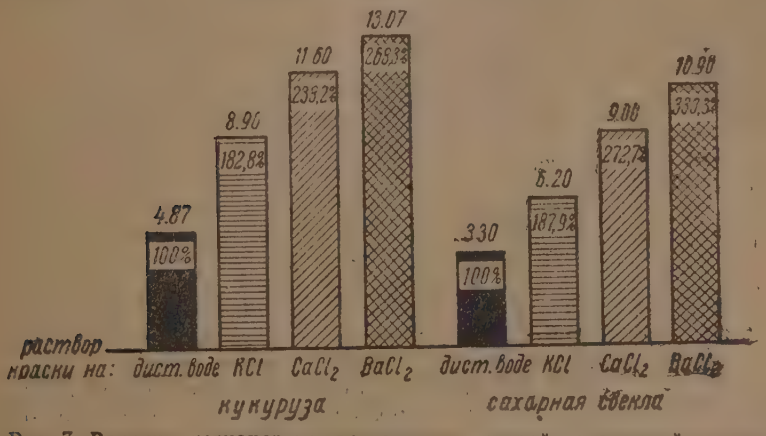


Рис. 7. Влияние катионов на поглощение кислой оранжевой краски корнями растений (поглощение рассчитано в мг на 100 см³ корней и в %; концентрация растворов солей 0.05 н.).

Из рис. 7 видно, что во всех случаях, как и в предыдущем опыте, в присутствии солей поглощалось кислой краски значительно больше, чем из ее раствора на дистиллированной воде. Но в данном опыте устанавливается уже определенное различие в действии применяемых солей, а именно: если из раствора KCl краски поглощается корнями кукурузы и сахарной свеклы соответственно на 82.8 и 87.9% больше по сравнению с поглощением ее из раствора на дистиллированной воде, то из раствора на $CaCl_2$ краски поглощается уже на 138.2 и 172.7% больше, а из раствора на $BaCl_2$ на 168.3 и 230.3% больше по сравнению с контролем.

Из этих данных вытекает определенный вывод, что чем выше валентность и адсорбционная активность катионов присутствующих солей, тем более сильное действие они оказывают на поглощение кислой оранжевой краски. Изучив влияние катионов минеральных солей, присутствующих в растворе, на поглощение кислой оранжевой краски, было необходимо далее выяснить, находится ли в какой-либо зависимости адсорбционное поглощение краски от состава катионов поглощающей поверхности корней.

Установление этой зависимости производилось следующим образом: корни опытных растений кукурузы предварительно насыщались катионами разной валентности, для чего они перед опытом погружались в дистиллированную воду и в 0.05 н. растворы KCl, $CaCl_2$ и $BaCl_2$ вначале на 30 мин., а затем

после смены растворов еще на 15 мин. После этого корни тщательно обмывались дестиллированной водой и переносились в опытный раствор кислой краски (0.00005 н.) на 20 мин. pH раствора краски равнялось 5.0 (табл. 8).

Таблица 8

№№ вариантов	Корни перед опытом погружались в растворы	Поглощено краски в мг на 100 см³ корней сахарной свеклы	Поглощение в % от контроля
1	Дестиллированной воды	2.66 ± 0.34	100
2	KCl 0.05 н.	2.63 ± 0.33	98.8
3	$CaCl_2$ 0.05 н.	3.52 ± 0.19	132.3
4	$BaCl_2$ 0.05 н.	3.73 ± 0.32	141.9

Полученные данные показывают, что корни растений, погружаемые перед опытом в растворы $CaCl_2$ и $BaCl_2$, на 32.3 и 41.9% больше поглощали краски по сравнению с корнями растений, погружаемых перед опытом в дестиллированную воду и в раствор KCl.

Таким образом, при предварительном насыщении корневых систем растений катионами разной валентности устанавливается явное положительное действие двухвалентных катионов на последующее поглощение корням и кислой краски. Катион калия в данном опыте не оказал никакого влияния на поглощение кислой краски, что объясняется, возможно, тем, что при тщательном отмывании корней перед опытом он мог быть почти полностью вымыт из них дестиллированной водой.

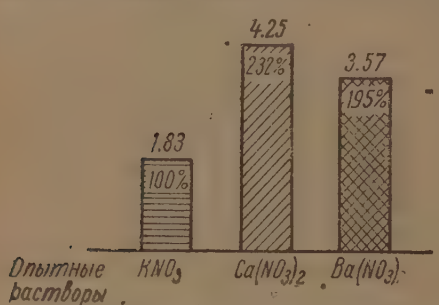


Рис. 8. Влияние сопутствующих катионов на поглощение аниона NO_3 корнями сахарной свеклы (поглощение рассчитано в мг на 100 см³ корней и в %; концентрация опытного раствора 0.0002 н.)

Установив большую положительную роль катионов в поглощении кислой оранжевой краски, мы считали необходимым проверить, играют ли катионы такую же роль в поглощении анионов минеральных солей и не является ли указанная роль катионов специфичной только для поглощения кислой оранжевой краски. Поэтому в следующем нашем опыте было изучено поглощение аниона NO_3, из 0.0002 н. растворов солей KNO_3, $Ca(NO_3)_2$ и $Ba(NO_3)_2$. pH опытных растворов равнялось 6.0. Продолжительность опыта 20 мин.

Результаты опытов приведены на рис. 8.

Из рис. 8 видно, что из растворов солей с двухвалентными катионами Ca и Ba в два — два с лишним раза больше поглощается аниона NO_3, чем из раствора с одновалентными катионами калия. Это определенно говорит о том, что катионы оказывают положительное влияние не только на поглощение кислых красок, но и на поглощение анионов минеральных солей.

Наши данные о влиянии катионов на поглощение кислой краски и аниона NO_3 согласуются с данными ряда исследователей. Так, Collander (1921) наблюдал увеличение поглощения кислых красок в присутствии алюминия. Положительное влияние алюминия на поглощение кислых красок Collander связывает с подкислением среды солями алюминия. Bunning (1930) наблюдал положительное влияние не только катиона аллюминия, но и катиона кальция на поглощение кислой краски Лихтгрюн при pH раствора 3.1. Интересные данные были получены в работе Yamacha и Nomura (1939) о действии разных

катионов неорганических солей на прижизненное окрашивание кислыми красками Bengalrosa, Aurantia и Erytrozin клеток эпидермиса лука. Опыты проводились при двух градациях pH—5.0 и 6.8. В их работе как при одном, так и при другом pH наблюдалось явное усиление интенсивности окраски клеток в присутствии хлористых солей K, Ca, Mg и Al в сравнении с окраской клеток в опытном растворе, приготовленном на дестиллированной воде. Изучаемые катионы по степени их влияния на усиление интенсивности окраски клеток располагаются в следующий ряд: $K < Ca < Mg < Al$.

Из результатов наших только что изложенных опытов было видно, что исследуемые катионы K, Ca и Ba, по их влиянию на поглощение кислой оранжевой краски корнями растений кукурузы и сахарной свеклы, располагаются в аналогичном порядке — $K < Ca < Ba$, который находится в соответствии с валентностью и адсорбционной активностью изучаемых катионов. В работе Viets (1944) опубликованы данные о положительном влиянии многовалентных катионов Ca, Mg, Sr, Ba и Al на поглощение K и Br.

Все приведенные работы о влиянии катионов разной валентности и адсорбционной активности катионов на поглощение кислых красок и анионов минеральных солей растительными клетками и тканями позволяют предполагать, что это влияние связано с физико-химическими и электростатическими явлениями. Рубинштейн (1932) определенно говорит о том, что ионы, адсорбируемые на биологических поверхностях, оказывают существенное влияние на заряд этой поверхности. При усиленной адсорбции ионов они могут произвести перезарядку биологической поверхности. Чем сильнее адсорбируются ионы, тем более сильное действие они оказывают на изменение заряда поверхности.

Физико-химики в своих работах специально занимались изучением перезарядки коллоидальных систем. Они часто прибегают к перезарядке коллоидов с помощью адсорбции ионов (Маттсон, 1938).

Положительное влияние катионов на адсорбционное поглощение кислых красок и анионов минеральных солей возможно также в какой-то мере связано с перезарядкой биологических поверхностей растительных клеток. Окончательного заключения по данному вопросу мы сделать пока не можем, так как требуется постановка дополнительных опытов по изучению влияния катионов на поглощение анионов минеральных солей и проведение специальных исследований по выяснению механизма положительного действия катионов на поглощение анионов.

Выводы

Заканчивая на этом обсуждение приведенных результатов, мы считаем возможным сделать следующие общие выводы.

1. Наблюдения за ходом поглощения кислой оранжевой краски и анионов минеральных солей во времени и выяснение зависимости этого поглощения от концентрации раствора позволило установить, что начальное поглощение анионов, как и катионов, является поверхностным адсорбционным поглощением.

2. Поверхностное адсорбционное поглощение анионов сопровождается обменом с ионами поглощающей поверхности корней. Но при известных условиях среды какая-то часть анионов может, очевидно, поглощаться и без обмена на ионы адсорбирующей поверхности корней.

3. В адсорбционном поглощении кислых красок и анионов минеральных солей большую положительную роль играют катионы. Наши данные показывают, что чем выше валентность катиона, тем более сильное действие он оказывает на поглощение кислой оранжевой краски и аниона NO_3.

4. Изучая влияние хлористых солей катионов K, Ca и Ba на поглощение оранжевой краски, нам удалось выявить зависимость в поглощении краски не только от валентности, но и от адсорбционной активности катионов.

Механизм положительного действия катионов на поверхностное адсорбционное поглощение кислых красок и анионов минеральных солей остается невыясненным.

Институт
физиологии растений
им. К. А. Тимирязева Академии
Наук СССР

Поступило
15 VI 1945

ЛИТЕРАТУРА

Антипов-Каратаев. Тр. ЛОВИУАА, 23, 1933.
Колосов И. И. Тр. ВИУАА, 8, Физиология растений, 1935; Тр. Конфер. молод. ученых ВИУАА, 1936; Сов. агрономия, 5, 1939; Химиз. соц. землед., 8, 1939; Вестн. агрот., 2, 1940.
Маттсон С. Почвенные коллоиды. Перев. с англ., 1938.
Рабинерсон А. И. Тр. ЛОВИУАА. 17, 1933.
Ратнер Е. И. Почвоведение, 4—5, 1944a; ДАН, 42, 7, 1944b.
Рубинштейн Д. Л. Физико-химические основы биологии, 1932.
Сабинин Д. А. Изв. Биол. науч.-исслед. инст. при ПГУ, 1, 1923; 4, 2, 1925; Минеральное питание растений, 1940.
Сабинин Д. А. и Колосов И. И. Тр. ВИУАА, 8, Физиол. раст., 1935.
Шушак Д. Журн. опытн. агрон., 16, 1915.
Asprey. Proc. Roy. Soc., Ser. B, 112, 1933.
Booij H. L. Recueil des trav. bot. neerl. 37, Livr. 1, 1940.
Brooks S. C. Amer. Naturalist, 72, 739. 1938.
Bünning Erwin. Flora, 31, H. 1, 1936.
Coleman Russel. Soil Science, 54, 4, 1942.
Collander R. Jahrb. f. wissensch. Bot., 60, 1921.
Czaja A. Th. Planta, 24, 3, 1935; 26, 1, 1936.
Drawert H. Flora, 31, 3, 1937; 34, 2, 1940.
Graham E. R. a. Albrecht Wm. A. Amer. J. Bot., 30, 3, 1943.
Hoagland D. R., Hibbard K. L., Davis A. R. Gen. Physiol., 10. 1, 1926.
Jenny H. Science, April, 1933.
Jenny H. a. Overstreet, R. Proc. Nat. Acad. Sci., 24, 1938.
Küster E. Ztschr. f. wissensch. Mikroskopie, 57, 2, 1940.
Laine T. Acta botanica fennica, 16, 1, 1934.
Lemanczyk Bull. Acad. Pol., ser. B, 1926.
Lundegardh H. Nahrstoffaufnahme der Pflanzen. Jena, 1932; Soil Science 54, 3, 1942.
Niklewski, Lemanczyku, Krause. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1928.
Pirschle u. Mengdel. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1931.
Rehm S. Planta, 28. 3, 1938.
Schlenker F. S. Soil Science, 54, 4, 1942.
Strugger S. Protoplasma, 24, 1, 1935; 26, 1, 1936; Flora, 32, H. 3, 1938; Protoplasma 34, H. 4, 1940.
Viets F. Plant Physiology, 19, 3, 1944.
Yamacha S. a. Nomura K. Science Reports of the Tokyo Bunrika Daigaki, S. B., 4, 1939.

I. I. KOLOSSOV. ON THE MECHANISM OF ABSORPTION OF ANIONS BY THE ROOT SYSTEMS OF PLANTS

SUMMARY

In the field of mineral nutrition of plants considerable attention was usually paid to the studies of the mechanism of absorption of substances by the root systems of plants.

Numerous investigations of our own, in compliance with those of other authors, have established that exchange adsorption represents the initial stage of absorption of the base dyes and cations of mineral salts by the plant.

In the present work we undertook an attempt to elucidate the mechanism of absorption of anions by the plants.

Our studies were carried out in the following way:

a. observations of the process of absorption in time of acid dye orange I and of the anions PO_4 and NO_3; b. finding out the dependence of absorption of the acid dye and the anion PO_4 on their concentrations in the external

solution; c. establishing the ion exchange during the absorption of anions, and d. study of the influence of various cations on the absorption of anions.

All investigations concerning the mechanism of absorption of anions were carried out with the oat seedlings cultivated on the distilled and tap water at pH = 3.8 and 5.6, and with the maize and sugar beet plants cultivated on the Hellriegel solution. Before the experiment the root system was, as far as possible, liberated from the anions of the mineral salts by means of dipping the roots in the distilled water for 18—20 hours, and in some cases for a longer period, with a subsequent cleansing the roots with distilled water.

The absorption of the substance under investigation was recorded after the variations of concentration in the external solution. The relation of the solution volume to the root volume was in all cases constant and amounted to 10 : 1.

The investigation proved that the mechanism of absorption of anions has common features with that of the absorption of cations and generally resembles the latter.

Both — the observation of absorption in time of the acid dye orange I and of the anions of mineral salts, and the establishment of a dependence of such absorption on the concentration of the solution, enabled us to conclude that the absorption of anions initially represents a surface adsorptive process.

A graphic representation of the experimental data gives typical logarythmic curves, characterising the adsorptive course of the process of absorption of substances by the plant.

Surface adsorptive absorption of anions is accompanied by a process of exchange for the ions previously found on the absorbing surface of roots. However, under certain conditions, some part of anions may, evidently, be absorbed without the exchange for the ions of the absorbing root surface.

In the adsorbing process of acid dyes and anions of mineral salts by the plant an important positive rôle belongs to the cations present in the solution. Our data prove that the higher the cation valency, the stronger its action on the absorption of the acid dye and the NO_3 anion. Under our experimental conditions the uptake of the examined substances in the presence of bivalent cations was about twice or one and a half times as large, as compared with their absorption in the presence of single-valent cations.

In studying the influence of cations of chloride salt solutions of K, Ca and Ba on the orange I dye absorption we were able to discover a dependence existing in the process of the dye absorption not only with relation to the valency but also to the adsorptive activity of the cations. The Ba salts exercised a stronger action on the acid dye absorption, as compared with the Ca salts.

Positive influence of cations on the acid dye absorption was observed not only in case of a direct introduction of respective salts into the investigated solutions, but also in case of merely saturating the root surface with these salts before the experiment.

The mechanism of the positive action of cations on the surface adsorptive absorption of acid dyes and anions of mineral salts up to the present remains dark.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5. 1945 Classe des siences biologiques

И. И. ТУМАНОВ

ФИЗИОЛОГИЯ ОСЕННЕГО ВЫЗРЕВАНИЯ ПЛОДОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ

(ВОЗНИКНОВЕНИЕ У НИХ СПОСОБНОСТИ К ОСЕННЕ-ЗИМНЕМУ ЗАКАЛИВАНИЮ

(*Представлено академиком* Л. А. Орбели)

1. Влияние физиологического состояния плодовых деревьев на их способность к закаливанию

В настоящее время одной из наиболее неотложных задач в нашей стране является повышение морозостойкости плодовых насаждений. Зимой 1929/40 и 1941/42 г. только в одной РСФСР вымерзло не менее 200 тыс. га садов. Велики, но пока еще не учтены потери от вымерзания плодовых садов на Украине. В связи с этим предстоит огромная работа по восстановлению погибших садов и выработка мероприятий для предотвращения их вымерзания в будущем.

Недостаток эффективных приемов для защиты садов приводит к необходимости одновременно с практической работой развернуть и углубленное теоретическое изучение путей повышения зимостойкости плодовых деревьев.

С этой точки зрения в проблеме зимостойкости растений самым главным вопросом является подготовка растений к зиме. Имеются данные, показывающие, что многие садовые культуры могут быть зимостойкими, но не всегда растения имеют возможность развить в себе максимальную устойчивость. Для подтверждения можно привести несколько примеров. По наблюдениям Кизюрина (1930) в Пензе в зиму, когда морозы доходили до —45.5°, вымерзло плодовых деревьев в три раза меньше, чем в другую зиму, когда морозы не были ниже —37°. В США деревья сравнительно устойчивого сорта яблони вымерзли зимой, когда минимальная температура не падала ниже —18° (Rawlings и Potter, 1937). По данным Мичурина (1933), перчинский абрикос (*Prunus sibirica*) в Сибири выдерживал —56°, а в Мичуринске он погибал при —31°. Известны случаи, когда деревья персика при одинаковых зимних условиях перезимовывали лучше, чем яблони (Чендлер, 1935).

Наблюдения показывают, что гибель плодовых деревьев подготавливается во многих случаях неблагоприятными условиями не холодного, а предшествующего теплого времени года. В теплый период условия могут складываться так, что растения принуждены бывают вступить в морозный период года в таком физиологическом состоянии, что они оказываются неспособными успешно пройти процесс закаливания и развить в себе возможную максимальную морозостойкость. В таком случае растения могут погибнуть зимой при морозах, которые они нормально могли бы выдержать. Все эти наблюдения приводят к заключению, что способность плодовых деревьев к закаливанию зависит от их физиологического состояния. То же самое известно и для озимых растений: после прохождения ими стадии яровизации они не могли проходить II фазу закаливания (Туманов, 1940).

В настоящее время можно уже указать на ряд неблагоприятных летних

условий, ослабляющих способность плодовых деревьев к осенне-зимнему закаливанию.

Плодовые деревья очень плохо закаливаются после обильного плодоношения даже при наличии благоприятных для закаливания внешних условий. Более значительная гибель плодовых культур после очень высокого урожая плодов замечена на Украине зимой 1923/24 г. (Ро, 1929), в Краснодарском крае в 1933 г. (Колесников, 1935), в Воронежской обл. в 1926/27 г. (Чвилев, 1930). Подобное же явление имело место и в других странах с суровой зимой: в США, Канаде, Польше и в других. В Воронежской области зимой 1926/27 г. оказались неповрежденными многие южные неустойчивые сорта яблонь (Бельфлер желтый, Ренет Семиренко, Кальвиль снежный и др.) только потому, что они предшествующим летом не плодоносили. В тех же самых условиях, однако, пострадала обильно плодоносившая Антоновка и другие зимостойкие сорта. Подобное же явление наблюдалось в Польше зимой 1928/29 г. (Filewisz, 1930).

В районах с непродолжительным вегетационным периодом на способность к закаливанию может заметно влиять даже время снятия плодов. По данным Potter (1939), в Канаде те деревья осеннего сорта яблони Уэльси, у которых плоды были сняты рано, перезимовали заметно лучше, чем деревья, плоды с которых были собраны поздно. То же наблюдалось у другого сорта Болдуин, в другом районе, где по случаю низких цен плоды с части деревьев вовсе не были сняты. Эти деревья зимой пострадали сильнее, сравнительно с деревьями, у которых плоды были удалены своевременно.

При неблагоприятных условиях лета и осени более устойчивыми оказывались яблони летних и осенних сортов, сравнительно с зимними (Macoun, 1922; Ро, 1929), хотя, конечно, не все ранние сорта являются устойчивыми.

Помимо плодоношения на способность плодовых деревьев к закаливанию оказывают влияние также те летние условия и агротехнические приемы, которые не дают растениям своевременно закончить процессы роста, в частности камбиальный рост. Например, сильная и несвоевременная обрезка деревьев, вызывая усиленный рост в течение более длительного времени, ухудшала их способность к закаливанию (Чендлер, 1935; Potter, 1939). Избыточное осеннее азотистое удобрение при некоторых метеорологических условиях могло удлинять период роста деревьев и способствовать вымерзанию коры на штамбе (Tingley, Smith и др., 1939). Поздний рост деревьев мог вызываться при благоприятных температурах высокой влажностью почвы в конце лета и осенью. После таких условий деревья зимой легко вымерзали. Губительное действие осенних поливок в Крыму на морозостойкость плодовых деревьев наблюдал Луговой (1913). Удлинение периода роста у южных плодовых деревьев можно легко вызвать удлинением дня. В этом случае деревья оказывались не способными к последующему благополучному перезимовыванию (Мошков, 1935). Очень часто у плодовых деревьев вымерзали корневые шейки и развилины главных ветвей, потому что в этих частях дерева наблюдается часто более поздний камбиальный рост.

Интересно выяснить причины массового вымерзания садов в РСФСР в указанные зимы 1939/40 и 1941/42 гг. Я полагаю, что основной причиной массовой гибели садов в 1939/40 г. была пониженная способность деревьев к закаливанию в результате неполного завершения у них процессов роста из-за предшествующих летних засух. Действительно, лето 1938 г. с июля по сентябрь было жаркое и засушливое. За ним последовала бесснежная зима, вызвавшая повреждение корневой системы у плодовых деревьев. Отсутствие запасов воды в почве и сильное ухудшение способности деревьев поглощать воду из почвы вследствие зимнего повреждения корневой системы резко усилили засуху следующего лета (1939 г.), которое (с июня по сентябрь) было также жарким и засушливым. При такой сильной и длительной летней засухе деревья не могли успешно закончить процессы роста и по-

этому обладали плохой способностью к закаливанию. Это случилось еще и потому, что помимо сильной засухи вегетационный период в это лето был из-за весенних и осенних заморозков короче нормального. Так как последующая зима 1939/40 г. была очень суровая, то недостаточно подготовленные к зиме плодовые деревья вымерзли в огромном количестве.

По Урсуленко (1944), особенно сильная гибель садов происходила при комбинации летней засухи с обильным урожаем плодов или коротким летом.

Сильное влияние летней засухи на последующую зимнюю морозостойкость я имел возможность изучать на Киргизской плодово-овощной опытной станции в г. Фрунзе как в богарном, так и поливном садах, в последнем случае при недостаточном и редком поливе их. Вследствие небольшой глубины почвенного слоя, в котором распространяется корневая система (за ним идет мощный слой гальки), здесь со второй половины лета часто получается почвенная засуха. При таких условиях, особенно в те два засушливых года, когда я вел свои наблюдения, взрослые деревья от засухи в теплое время года не засыхали. Но засухи препятствовали деревьям нормально закончить летнюю вегетацию. Вследствие этого у них не могла возникнуть нормальная способность к последующему осенне-зимнему закаливанию и поэтому они зимой легко повреждались. У персика и абрикоса после летней засухи последующей зимой вымерзала кора в верхней части кроны. Ствол и нижняя часть кроны у них выжила, на ней имелись листья, и она дала прирост. У яблони после засушливого лета, напротив, вымерзала кора на стволе, кора же в кроне и почки сохранились живыми. Находившиеся на соседних участках такие же плодовые деревья, которые в период вегетации в достаточной степени поливались, перезимовали совершенно без повреждения.

Засуха особенно опасна в северных областях, где вегетационный период без засухи весьма краток.

Помимо засухи и чрезмерного плодоношения, могут быть и другие летние условия, вызывающие последующую низкую морозостойкость плодовых деревьев. Примером может служить зима 1941/42 г., когда массовое вымерзание также произошло от недостаточной способности плодовых деревьев к закаливанию. И в этом случае причиной явилось то, что процессы роста у плодовых деревьев были не закончены вследствие ненормально короткого и влажного вегетационного периода. Благодаря холодной затяжной весне в этом году рост плодовых деревьев начался на месяц позже. Позднее начало вегетации плюс раннее наступление холодов осенью на фоне обильного летнего увлажнения привели к тому, что рост у плодовых деревьев не успел закончиться и они к зиме оказались недостаточно способными к закаливанию. Хотя температуры не спускались ниже —40°, все же в эту зиму произошло массовое вымерзание садов.

Этих данных достаточно, чтобы показать, какое большое влияние на перезимовывание садов оказывают предшествующие летние условия. Выяснилось, что плодовые деревья способны успешно закаливаться только тогда, когда они успевают своевременно закончить рост и плодоношение. Короткое, сырое, засушливое, холодное лето, а также многие агротехнические приемы (несвоевременная и сильная обрезка, избыточное азотистое удобрение, поздняя обработка почвы, осенние поливы, обильное плодоношение, удлинение дня и др.) могут препятствовать возникновению способности к успешному осенне-зимнему закаливанию. Поэтому у плодовых деревьев эта способность может резко колебаться по годам и в зависимости от условий культуры.

В основе всех этих влияний лежит противоречие между ростом и морозостойкостью растений. Известно, что ветки, срезанные в период вегетации, не закаливаются при создании им в охлаждаемых камерах даже наиболее благоприятных для закаливания внешних условий. Macoun (1918) наблюдал в Британской Колумбии вымерзание яблонь, незакончивших свой рост, уже в октябре при морозе —11°. Плодоводы учитывают только рост деревьев в длину и об окончании роста судят по времени заложения на побегах вер-

хушечных почек. Камбиальный же рост, который особенно часто затягивается у плодовых деревьев до поздней осени, ими недооценивался и обычно не измерялся. Причиной этого была отчасти неточность применяемой для измерения роста в толщину методики: обычно этот рост определяется измерением окружности ствола.

Если растения в растущем состоянии не способны закаливаться, то, очевидно, к осени у них резко должно изменяться их физиологическое состояние и возникать способность к закаливанию, т. е. способность к таким внутриклеточным изменениям, которые дают им возможность выносить сильные морозы. Мне представляется целесообразным называть возникновение у плодовых деревьев способности к закаливанию особым термином. Можно воспользоваться словом „вызревание", которое обычно применялось к древесине: говорили о „вызревании древесины". Я буду применять термин „вызревание" и к другим тканям дерева и понимать под „осенним вызреванием" плодовых деревьев возникновение у них способности к осенне-зимнему закаливанию.

Несмотря на исключительно большое значение осеннего вызревания плодовых деревьев для последующего их перезимовывания, это явление остается мало изученным, и физиологический анализ еще его не коснулся. Находясь в г. Фрунзе, я имел возможность экспериментировать в садах Киргизской плодово-овощной опытной станции и в 1942—1944 гг. я начал работать по анализу этого, еще неизученного с физиологической стороны явления. Здесь излагаются результаты двухлетних моих экспериментальных исследований. Пользуюсь случаем принести благодарность Киргизской плодово-овощной опытной станции за предоставление мне возможности ставить опыты как в саду, так и в питомниках.

2. Значение накопления запасных веществ для морозостойкости плодовых деревьев (опыты с обрывом всех листьев в разные сроки)

В чем же состоит осеннее вызревание плодовых деревьев? Обычно подготовку деревьев к зиме сводят к накоплению в клетках запасных веществ, которые затем зимой должны играть защитную роль. Известно, что для развития высокой морозостойкости необходимо накопление в тканях зимующих растений значительных количеств сахаров. У озимых это происходит в первой фазе закаливания путем фотосинтеза. У плодовых деревьев они накапливаются также в первой фазе закаливания, но путем гидролиза ранее запасенного крахмала. Последний, как известно, накапливается в результате фотосинтеза в конце лета и осенью, после вступления древесных растений в период покоя. Чендлер (1935), много работавший по морозостойкости садовых культур, сводит вызревание плодовых деревьев к накоплению углеводов. „Повидимому, — говорит он, — какое-то вещество вырабатывается в листьях в конце лета и, передвигаясь вниз, делает древесину более устойчивой в отношении низкой температуры, но во время созревания на дереве большого урожая значительное количество этого вещества может перейти в плоды, и, если лето не очень благоприятно, то древесина не может достигнуть максимальной выносливости. Можно сейчас же предположить, что этим веществом могут быть углеводы, вырабатываемые листьями; они в большом количесте потребляются плодами" (стр. 393—394).

Когда я приступил к данной экспериментальной работе, мне представлялось мало вероятным, что влияние летних условий на последующую морозостойкоть плодовых деревьев определяется только накоплением запасных веществ в клетках с последующим переходом их в защитные. Мои сомнения основывались на наличии в плодовых деревьях очень больших запасов органических веществ. О количестве последних дает представление масса образующихся следующей весной на дереве листьев и величина пророста в первую половину лета. Не наблюдалось случаев, чтобы весной, из-за недостатков

органических запасов, деревья не могли покрыться обильной листвой. Трудно представить, чтобы обычно присутствующего огромного запаса органических веществ было недостаточно для обогащения клеток при закаливании необходимыми защитными веществами.

Я провел специальные исследования этого вопроса. Для уменьшения количества углеводов к зиме я обрывал у изучаемых деревьев все листья в разные сроки со второй половины лета. Если дерево в момент удаления листьев не находилось еще в периоде покоя и почки распускались, то листья, вновь появлявшиеся после обрыва, периодически также удалялись.

Рис. 1. Двухлетки персика в следующее лето после перезимовки. *1* — контроль (листья не обрывались); *2* и *3* — все листья обрывались с 7 августа.

Нет сомнения, что обрыв всех листьев на дереве влиял не только на содержание крахмала в тканях, но оказывал и другие физиологические воздействия. Так как у взрослых деревьев имеются большие запасы от предшествующих лет, то опыты мною велись не только с отдельными ветвями взрослых деревьев, где такие запасы были, но также и с однолетками и двухлетками, у которых запасов от предшествующих лет совсем или почти не было.

У двухлеток персика Эльберта обрыв всех листьев производился в один из трех сроков: 7 августа, 12 сентября, 8 октября 1942 г. Повторность опыта была трехкратная. Минимальная температура в следующую зиму была до —28°. После перезимовки, летом опытные деревья были зарисованы. Как видно из рис. 1, обрыв 7 августа всех листьев вызвал у двухлеток персика следующей зимой вымерзание всей надземной части дерева; в лучшем случае выживали у них только отдельные ветви. В этом варианте после обрыва у двухлеток появлялись новые листья, на образование которых расходовались имевшиеся запасы, и это повторялось несколько раз. Осенью иодной пробой можно было убедиться, что в этих двухлетках содержалось лишь незначительное количество крахмала. После обрыва всех листьев на месяц позже (12 сентября) такие же двухлетки персика перезимовали благополучно. Хорошо перезимовали двухлетки, при обрыве у них листьев еще позже — 8 октября. Контрольные двухлетки, у которых листья не удалялись, перезимовали также без повреждений.

Несколько иные результаты получены были в опытах с обрывом всех листьев в те же сроки на отдельных ветвях взрослых деревьев того же

сорта персика. Для больших ветвей взрослых деревьев персика обрыв всех листьев 10 августа оказался менее опасным. Благодаря наличию запасов, большие ветви, в противоположность двухлеткам, перезимовали благополучно и после удаления у них всех листьев. Эти ветви, однако, следующей весной имели, вследствие недостатка у них запасов, значительно меньшее число листьев, чем контрольные; прирост у них был также крайне слабый (рис. 2).

Рис. 2. Ветви взрослых деревьев персика в следующее лето после перезимовки, *1* — контроль (листья не обрывались); *2* — все листья обрывались с 10 августа.

Рис. 3. Ветвь взрослого абрикоса в следующее лето после перезимовки; все листья удалялись с 10 августа.

Этот вариант показывает, что для благополучной перезимовки плодовых деревьев достаточно меньшего количества запасных веществ, чем их требуется для получения хорошей облиственности и нормального прироста. В ветвях даже такой энергично растущей культуры, как персик, уже к 10 августа имелись запасы, достаточные для обеспечения благополучной перезимовки. Очевидно, в ветвях взрослых деревьев запасов содержится больше, чем у двухлеток, вследствие более слабого роста первых сравнительно с последними. Более поздние сроки обрыва всех листьев (в сентябре или в октябре) не помешали не только перезимовке отдельных ветвей без повреждений, но и хорошей облиственности и нормальному приросту весной. Следующим летом 1943 г. обрыв всех листьев на отдельных ветвях этого же сорта персика был сделан еще раньше (14—17 июля). Зимой у этих деревьев вымерзла верхняя половина, а нижняя половина была повреждена. Следовательно, и отдельные ветви взрослых деревьев при содержании в них меньшего количества запасов также вымерзали, как и двухлетки. В данных условиях опыта накопление запасов в ветвях персика начиналось со средины июля.

Ветви взрослых деревьев Королевского абрикоса, у которых 10 августа были удалены все листья, перезимовали так же, как и ветви персика, без заметных повреждений. Облиственность и прирост и у этих растений были из-за недостатка запасов значительно слабее, чем у контрольных (рис. 3). Более поздние сроки обрыва листьев (в сентябре или в октябре) не отразились не только на их перезимовке, но и на весенней облиственности и

приросте. В отличие от персика обрыв всех листьев в августе не вызывал у абрикоса распускания почек и образования новых листьев. Абрикос в это время был уже в периоде покоя.

Даже однолетки яблони (сорт Джонатан) при обрыве у них всех листьев способны были благополучно перезимовывать, хотя и у них следующей весной облиственность и прирост были значительно хуже, чем у контрольных деревьев.

Эти опыты показали, что для хорошей перезимовки плодовых деревьев действительно необходимо накопление в тканях растений запасных веществ, но их для этого требуется сравнительно небольшое количество, значительно меньшее, чем то, которое требуется для получения следующей весной нормальной облиственности и хорошего прироста. Во многих случаях достаточный запас необходимых для перезимовки веществ у плодовых деревьев имелся уже в середине августа. Удаление после этого срока всех листьев не приводило деревья к зимнему вымерзанию. Только у молодых деревьев таких сильно и поздно растущих культур, как персик, может возникать опасность их вымерзания в случае удаления у них в августе всех листьев. Менее энергично растущие однолетки яблонь переносили эту операцию в указанный срок без заметного ущерба для их перезимовки. При сохранении же листьев на деревьях до нормального осеннего листопада в тканях накапливаются огромные запасы, и обычно не недостаток углеводов лимитирует благополучную перезимовку плодовых деревьев. Обеспеченность клеток к зиме запасными веществами составляет характерную особенность плодовых деревьев, и в этом отношении они выгодно отличаются от озимых, которые могут их накапливать только поздней осенью при неблагоприятных внешних условиях. Напротив, деревья запасают углеводы при благоприятных температурах и в течение весьма длительного времени. Все это дает основание считать, что обычно причиной вымерзания плодовых деревьев является не недостаток у них запасных веществ.

Рис. 4. Двухлетки персика в следующее лето после перезимовки; опытные ветви отделены пунктиром. *1* — все листья обрывались с 7 августа только на верхних ветвях; *2* — то же только на нижних ветвях.

3. Возможность передвижения запасных веществ, необходимых для перезимовки, из одних частей дерева в другие

В отношении описанных опытов можно сделать возражение: ветви, у которых все листья обрывались, могли получать запасные вещества из других соседних ветвей, а двухлетки и однолетки — из корневой системы. Дело в том, что в этих опытах опытные ветви или вся надземная часть не отделялись от остальных частей дерева кольцеванием. Для проверки этого возможного возражения мною были поставлены одновременно и другие опыты с двухлетками персика Эльберта, у которых, как было уже описано, обрыв листьев приводил к последующему вымерзанию зимой. 7 августа 1942 г. были оборваны все листья: у одних двухлеток только на верхних ветвях,

у других — только на нижних. В следующую зиму вымерзли только те ветви, на которых были удалены листья (рис. 4). Очевидно, из соседних ветвей, из ствола и из корневой системы, т. е. снизу вверх, поступление веществ, необходимых для перезимовки, в ветви, где все листья были удалены, не происходило. Ветви в этом отношении оказались вполне самостоятельными и независимыми друг от друга, так как наблюдалась полная локализация вымерзания ветвей.

В данном опыте листья обрывались на таком количестве ветвей, что на двухлетках оставалось еще около 50% листьев сравнительно с контролем. В другом варианте на таких же двухлетках оставлялось значительно меньше листьев, всего 20%, но эти немногие листья оставлялись равномерно по всем ветвям. Делалось это таким образом: четыре листа подряд обрывались, а пятый оставлялся. Такие двухлетки персика, имевшие всего 20% листьев,

Рис. 5. Однолетки яблони, контроль (листья не обрывались). *1* — до перезимовки; *2* — после перезимовки.

Рис. 6. Однолетки яблони с обрывом всех листьев только на верхней половине побега. *1* — до перезимовки; *2* — после перезимовки.

но равномерно распределенных в кроне, перезимовали вполне благополучно. Из сопоставления этих двух вариантов следует, что, при удалении 50% листьев только на верхних или только на нижних ветвях, имевшихся запасных веществ было бы несомненно вполне достаточно для перезимовки всей кроны, если бы ветви, у которых были удалены все листья, оказались способными оттянуть из других соседних ветвей (где листья оставались) или снизу из ствола или из корневой системы часть имевшихся там запасов. Благополучная перезимовка двухлеток персика, имевших с половины августа только 20% листьев, подтверждает сделанный уже вывод, что для перезимовки даже таких энергично и позднорастущих растений, как двухлетки персика, достаточно сравнительно небольших запасов органических веществ.

Эти опыты, доказывающие локализированное действие обрыва листьев на отдельных ветвях, показывают, что на одном и том же дереве отдельные ветви могут обладать весьма различной морозостойкостью.

На основании этих же опытов трудно ожидать увеличения морозостойкости деревьев путем увеличения в них содержания углеводов от прививки в их крону нескольких устойчивых веток, если только не будут найдены способы преодоления самостоятельности ветвей.

Рис. 7. Однолетки яблони с обрывом всех листьев только на нижней половине побега. *1* — до перезимовки; *2* — после перезимовки.

Для выяснения возможности передвижения запасных веществ из верхней половины неразветвленного побега в нижнюю и в обратном направлении, опыты с обрывом листьев на отдельных частях дерева были проведены мною еще на однолетках яблони Джонатан. Как уже описывалось, у этих однолеток яблони обрыв всех листьев в первой половине августа не препятствовал последующей благополучной их перезимовке. Естественно, что обрыв всех листьев и у отдельных частей молодого дерева не вызвал последующего вымерзания этих частей. Этот опыт, однако, показал, что у однолеток яблони в первой половине августа верхняя половина побега заметно не отличалась по содержанию запасов от нижней. Опыты с однолетками яблони оказались интересными и в другом отношении: обрыв всех листьев в первой половине августа на отдельных частях растения оказал у них сильное локализированное влияние на облиственность и величину прироста следующей весной. В варианте, где в первой половине августа на побеге удалялись все листья только на верхней половине, следующей весной на этой верхней половине число листьев было значительно меньше при сравнении как с контролем, так и с нижней половиной того же самого опытного растения. Величина прироста следующей весной на верхней половине, где в августе были удалены все листья, также оказалась значительно меньшей, чем на нижней половине, где листья не удалялись (рис. 5 и 6). Таким образом, результаты этого варианта показывают, что в конце лета и в однолетних побегах яблони не было передвижения веществ снизу вверх, хотя в этот период однолетки не были еще в периоде покоя. После обрыва у них листьев, верхние почки распустились, и тем не менее эти растущие части не могли оттянуть из нижней половины побега необходимые им запасные вещества. В обратном варианте, когда все листья обрывались на нижней половине побега, заметного ухудшения облиственности и прироста по сравнению с верхней половиной, где листья не обрывались, не было заметно (рис. 7). Если же этот вариант сравнить с контролем, то можно видеть, что облиственность и прирост в этом опытном варианте были значительно слабее, чем у контроля. Таким образом, влияние обрыва листьев было локализировано только в верхней, но не в нижней половине одного и того же побега. Отсюда следует, что и в однолетних побегах яблони с августа шел ток запасных веществ только сверху вниз, но не снизу вверх. Из этих же вариантов следует, что у однолеток яблони со второй половины

августа шло энергичное накопление в растении запасов, так как после обрыва в этот период облиственность и прирост следующей весной у них были значительно меньше, чем при обрыве у них листьев через месяц.

Весьма интересным является вопрос: почему, после обрыва в августе у однолеток всех листьев на верхней половине, следующей весной на этой половине облиственность и прирост были значительно слабее, чем на нижней половине. Допустим даже, что с августа ток запасных веществ шел в однолетках только сверху вниз; но не надо забывать, что распускание листьев и образование прироста происходили у них следующей весной. Между тем известно, что ранней весной у деревьев идет мощный ток запасных веществ из корневой системы в надземные части, т. е. снизу вверх, и, следовательно, из нижней половины побега в верхнюю. Нет никаких оснований считать, что в данном варианте этот ток не доходил до верхушки побега. Почему же облиственность и прирост в верхней половине побега были хуже, чем в нижней? Остается только предположить, что почки (может быть и какие-то другие элементы) в верхней половине побега, после обрыва там всех листьев, настолько недоразвивались до зимы от недостатка запасных веществ, что они и весной не были способны поэтому полностью использовать притекающие к ним запасы питательных веществ. Возможно, что такие недоразвитые почки следующей весной не могли конкурировать с другими, более сильно развитыми почками и частями растения. Более подробное изучение этого вопроса может дать подход к экспериментальному исследованию значения качества почек.

В варианте, где оставлялось 20% листьев равномерно по побегу однолеток яблони, облиственность и прирост на верхней и на нижней половинах на следующий год заметно не отличались.

Опыты с обрывом листьев на однолетках яблони хорошо согласуются с результатами других моих опытов: для хорошей перезимовки плодовых деревьев действительно требуется сравнительно немного запасных веществ. От недостатка запасов у плодовых деревьев больше страдают в следующем году облиственность и прирост, чем их морозостойкость. Для обеспечения последней требуется значительно меньше запасных веществ, чем обычно имеется у плодовых деревьев. Нормальная облиственность и прирост являются надежными показателями обеспеченности ветвей запасными веществами для их благополучной перезимовки.

Рис. 8. Двухлетки персика следующим летом после перезимовки. *1* — окольцованы внизу 7 августа; *2* — окольцованы внизу 12 сентября.

4. Влияние кольцевания отдельных ветвей или ствола на перезимовку плодовых деревьев

Описанные опыты показали, что с августа, а в действительности еще раньше, в плодовых деревьях идет отток запасных веществ только сверху вниз и не может происходить как снизу вверх, так и из одной ветви в другую. Эти результаты побудили меня поставить другие опыты по предупреждению этого оттока веществ сверху вниз путем кольцевания коры, по которой, как известно, происходит передвижение органических веществ. Таким

путем я стремился нарушить распределение веществ межу разными частями дерева. Кольцевание я производил в те же сроки, как и обрыв листьев, при этом удалялась кольцевая вырезка коры высотой около 0.5 см. Двухлетние опыты с различными плодовыми культурами показали, что кольцевание оказывает огромное влияние на последующую зимнюю морозостойкость плодовых деревьев.

Кольцевание двухлеток персика Эльберта 7 — 10 августа привело в следующую зиму к полному вымерзанию у них всех частей дерева выше кольца (рис. 8). Части же этих растений ниже кольца благополучно перезимовали.

Рис. 9. Ветвь взрослого персика следующим летом после перезимовки; окольцованные части отделены пунктиром. *1* — окольцованы 10 августа или 14 сентября; *2* — окольцованы 8 октября; *3* — 8 октября окольцованы и удалены все листья. Окольцованные части отделены пунктиром.

Более детальное исследование показало, что выше кольца вымерзали кора и почки, а древесина сохранялась живой. Такой же самый результат получился и при кольцевании отдельных веток взрослых деревьев персика (рис. 9). У них также полностью вымерзла кора и почки выше кольца, между тем как соседние ветви и остальная часть дерева прекрасно перезимовали.

Хотя абрикос в это время был уже в периоде покоя, кольцевание веток и у него приводило в последующую зиму к вымерзанию коры и почек (рис. 10). Даже такая морозоустойчивая культура, как яблоня, у которой кольцевались однолетки сорта Джонатан, вымерзла последующей зимой (рис. 11).

У персика и абрикоса в течение двухлетней моей работы я не наблюдал после раннего кольцевания ни одного случая благополучной перезимовки, хотя число испытанных объектов было более ста.

Полученный результат можно было прежде всего приписать вредному действию самой операции кольцевания. Эту мысль, однако, пришлось отбросить. Окольцованные части в течение двух месяцев до наступления зимы не показывали ни увядания, ни пожелтения листьев, ни каких-либо других признаков страдания. Кроме того кольцевание, сделанное месяцем позже (в сентябре), было менее вредно (рис. 8), а кольцевание еще более позднее (начало октября) почти не снижало зимней морозостойкости плодовых деревьев (рис. 9). Последнее было установлено мною на персике, абрикосе и яблоне. Даже раннее кольцевание (в начале августа) не вызывало ухудшения последующей перезимовки окольцованной части, если спустя месяц и позже, но еще до наступления зимы, происходило зарастание кольца и снова восстанавливалось передвижение веществ по коре.

Можно было затем думать, что неблагоприятное действие кольцевания вызывается чрезмерным накоплением в клетках запасных веществ, например переполнением клеток крахмалом. Это предположение было опровергнуто, однако, другими вариантами наших опытов, когда одновременно с кольцеванием на ветвях обрывались все листья. Как уже описывалось, обрыв всех листьев, в первой половине августа сам по себе не препятствовал перезимовке отдельных ветвей. Однако, если на ветви были не только оборваны все листья, но она была и окольцована, то такая ветвь у персика и абрикоса последующей зимой также вымерзала (рис. 12). В этом варианте не было переполнения клеток запасами; тем не менее перезимовка была значительно хуже, чем после одного обрыва листьев без кольцевания. Более поздние сроки кольцевания в комбинации с обрывом листьев показывают, что соединение этих двух операций ухудшало способность деревьев к последующей перезимовке сильнее, чем одно кольцевание.

Рис. 10. Ветвь взрослого абрикоса следующим летом после перезимовки. Окольцован 10 августа.

Остается предположить, что кольцевание ухудшало последующую перезимовку не в результате накопления в клетках чрезмерно больших запасов, а вследствие прекращения передвижения по коре каких-то веществ или какого-то вещества, которое я дальше буду пока условно называть „действующее вещество". Способность плодовых деревьев к закаливанию возникала, повидимому, лишь после окончания передвижения этого действующего вещества. Различные сроки кольцевания показали, что передвижение действующего вещества по коре у плодовых деревьев обычно заканчивается в конце осени, так как позднее кольцевание уже не оказывало заметного влияния на зимнюю морозостойкость деревьев. Опыты также показали, что наступление безопасного срока кольцевания колебалось у разных культур, а у одной и той же культуры изменялось по годам. У абрикоса, окольцованного 24—28 августа,

Влияние обрыва листьев и кольцевания на перезимовку однолеток, двухлеток и ветвей взрослых плодовых деревьев

	Удалены все листья			Равномерно удалено 80% листьев			Все листья удалены на верхних ветвях			Все листья удалены на нижних ветвях			Кольцевание			Кольцевание и удаление всех листьев		
	7—10 VII	12 IX	8 X	7—10 VIII	12 IX	8 X	7—10 VIII	12 IX	8 X	7—10 VIII	12 IX	8 X	7—10 VIII	12 IX	8 X	7—10 VIII	12 IX	8 X
Персик:																		
двухлетки	0,—	+	+	+	+	+	0[1]	+	+	0[2]	+	+	0	—	+	—		
ветви взрослых деревьев персика	+	+	+										0	0	+	0	0	—
Яблоня:																		
однолетки	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+			
Абрикос:																		
ветви взрослых деревьев	+	+	+										0	—	+	0	—	—

Примечание. + = благополучная перезимовка; — = повреждены зимой; 0 = полное вымерзание; [1] вымерзли только верхние ветви; [2] вымерзли только нижние ветви.

зимою 1943/44 г. не было отмечено повреждений, а у абрикоса, окольцованного позднее (12 сентября), зимою 1942/43 г. были значительные повреждения. Между тем, зима в 1942/43 г. не была суровее, чем зима 1943/44 г.

Рис. 11. Однолетки яблони окольцованы 10 августа. *1* — осенью (до перезимовки); *2* — следующим летом после перезимовки.

Рис. 12. Ветви взрослого абрикоса следующим летом после перезимовки. *1* — кольцевание и обрыв всех листьев 8 октября; *2* — то же 10 августа.

Так как кольцевание останавливало передвижение веществ лишь по коре, то в этих опытах вымерзала только кора и почки, а древесина, по которой передвижение веществ кольцеванием не прерывалось, оставалась зимой неповрежденной.

Для наглядности привожу в таблице результаты опытов с обрывом листьев и кольцеванием у разных плодовых деревьев в 1942/43 г. Опыты следующего года вполне подтвердили полученные результаты, и поэтому они здесь не приводятся.

5. Выяснение природы действующего вещества, влияющего на способность плодовых деревьев к закаливанию.

Из проведенных опытов видно, что действующее вещество способно передвигаться по коре, т. е. может диффундировать в тканях растения. В дальнейших своих опытах в 1943—1944 гг. я стремился выяснить: способно ли действующее вещество диффундировать и через неживую среду, например через прослойку ланолина. Для этого кольцо высотой 0.5 см, вырезанное в коре ветви абрикоса, заполнялось ланолином. Кольцевание было сделано 24 июля при 4-кратной повторности. После перезимовки оказалось, что окольцованные без заполнения кольца ланолином все четыре ветви Коро-

левского абрикоса полностью вымерзли. Из четырех же окольцованных веток с заполнением кольца ланолином одна ветвь перезимовала без повреждений (рис. 13), другие две ветви перезимовали с повреждениями, а четвертая ветвь вымерзла. У всех этих ветвей зарастания кольца не было. Так как ни в одном из многочисленных случаев кольцевания веток без ланолина в такие ранние сроки абрикос никогда в течение двух лет в моих опытах не перезимовывал, то выживание трех ветвей из четырех при заполнении кольца ланолином следует, очевидно, отнести за счет способности действующего вещества передвигаться через ланолин. У персика заполнение кольца

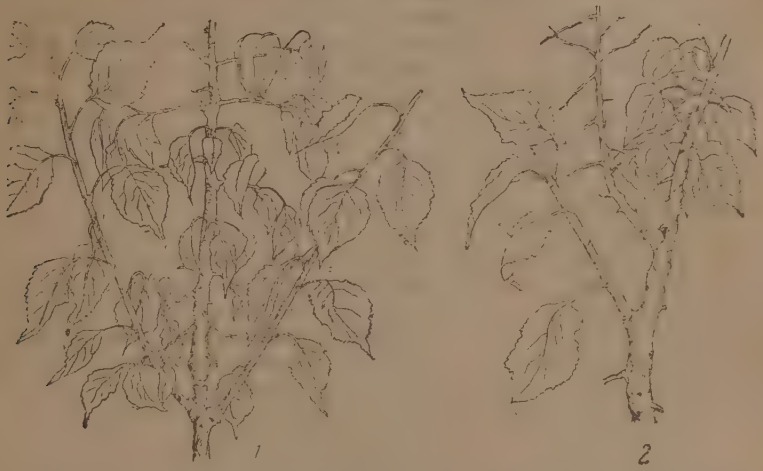


Рис. 13. Ветви взрослого абрикоса следующим летом после перезимовки. *1* — 24 июля окольцована с заполнением кольца ланолином (выжила); *2* — то же без заполнения кольца ланолином (вымерзла).

ланолином не обеспечило в моих опытах перезимовку ветвей. Полученные результаты приводят к предположению, что диффузия действующего вещества через ланолин идет все же крайне медленно. Поэтому в случаях, когда действующее вещество вырабатывается в большом количестве, как у сильно растущего персика (и к тому же до поздней осени), оно могло не успеть передвинуться через прослойку ланолина и растение вымерзло. Для проверки этих предположений и более детального изучения диффузии действующего вещества через ланолин мною поставлены новые опыты, результаты которых выявятся только после перезимовки опытных ветвей.

Таким образом, уже полученные мною данные показывают, что действующее вещество не является обычным запасным питательным веществом, так как, вследствие очень медленной диффузии последних через ланолин, они не могли, конечно, передвинуться в количествах, могущих оказать заметное действие на перезимовку растений. Варьирование количеств запасных веществ в широких пределах в тканях деревьев, как показали опыты с обрывом листьев в разные сроки, заметно не отражалось на перезимовке деревьев. Поэтому остается предположить, что действующее вещество принадлежит, повидимому, к группе физиологически активных веществ, которые могут весьма сильно влиять в ничтожных количествах и проходить, подобно веществам роста, через ланолиновую прослойку. Накопление действующего вещества в тканях деревьев само по себе безвредно: окольцованные части в течение длительного времени не показывали каких-либо признаков страдания. Действующее вещество оказывало лишь огромное влияние на способность растения к перезимовке.

Другим вопросом, который я пытался выяснить, было место образования действующего вещества и характер воздействия последнего. Действующее

вещество могло: или вызывать способность к закаливанию или препятствовать этому процессу. Оно могло образоваться: или в корневой системе или в надземных частях. Поэтому теоретически можно было сделать следующие четыре предположения: 1) действующее вещество образуется в надземных частях и оно необходимо для возникновения способности к закаливанию; 2) действующее вещество тоже образуется в надземных частях, но необходимо его отсутствие для возникновения способности к закаливанию, т. е. оно препятствует прохождению этого процесса; 3) действующее вещество образуется в корневой системе и его наличие необходимо в надземных частях для возникновения здесь способности к закаливанию; действующее вещество должно притекать в надземные части из корневой системы; 4) действующее вещество тоже притекает в надземные части из корневой системы, но оно препятствует возникновению способности к закаливанию. Так как в моих опытах всегда вымерзали все части растения выше кольца, то первое и четвертое предположения отпадают.

Рассмотрим два других оставшихся предположения: 1) кольцевание препятствует оттоку из окольцованной ветви действующего вещества вниз, т. е. действующее вещество мешает закаливанию растений, или 2) кольцевание исключает приток действующего вещества снизу, в частности из корневой системы, т. е. другими словами, действующее вещество необходимо для возникновения способности к закаливанию. Имеющиеся данные говорят против второго предположения. Если бы имело место последнее предположение, то повышение устойчивости, т. е. закаливание, должно бы нормально в деревьях протекать снизу вверх, в действительности же оно наблюдается в обратном порядке. Кроме того, корневая система (я кольцевал в ряде случаев ствол немного выше корневой шейки, откуда, если предполагать, происходит приток действующего вещества) должна была бы сама быть способна особенно хорошо закаливаться при благоприятных для этого внешних условиях. В действительности же из всех органов деревьев корни их закаливаются особенно плохо. Например, в одном опыте корни у яблони были 15 октября отрыты от земли для закаливания на открытом воздухе осенью; определение морозостойкости их было сделано 8 декабря. Корни, обнаженные 15 октября, оказались такими же неустойчивыми, как и корни, открытые непосредственно перед их испытанием (Magness, 1929). До сих пор неразрешенной загадкой остается вопрос: почему корни плодовых деревьев оказываются неспособными хорошо закаливаться и вымерзают при температурах, примерно, от —10 до —14°, в то время как надземная часть тех же самых деревьев, после такого же закаливания, становится способной зимой выносить температуры до —40° и даже ниже? Такому поразительному контрасту в способности различных органов одного и того же растения закаливаться не было дано еще никакого объяснения. Популярное в настоящее время объяснение случаев пониженной морозостойкости растительных тканей недостатком углеводов здесь неприменимо. Известно, что корневая система у деревьев служит главным складочным местом для зимнего хранения запасов.

Полученные мною результаты лучше согласуются с предположением, что действующее вещество препятствует успешному прохождению закаливания зимующими растениями даже при благоприятных для этого процесса внешних условиях. Надземная часть деревьев ко времени закаливания очевидно освобождается от действующего вещества путем оттока его в корневую систему; последняя поэтому обладает весьма слабой способностью к закаливанию. Делая кольцевание, мы тем самым препятствуем оттоку действующего вещества вниз, и поэтому кора растения выше кольца становится неспособной развить в себе высокую морозостойкость. Отток же действующего вещества из коры ниже кольца не прерывается, и эта часть растения поэтому успешно закаливается.

В согласии с предположением, что способность к закаливанию возникает в результате оттока, а не притока действующего вещества из корневой

системы, стоят и данные о влиянии подвоя на морозостойкость привоя. Прививкой неустойчивых сортов на устойчивый подвой, например на Сибирскую дикую яблоню, не удается резко повысить их морозостойкость (Туманов, 1940). Если бы дело было в притоке снизу действующего вещества, то мы должны были увеличивать такими прививками способность деревьев к закаливанию, — в действительности же этого не происходит. В соответствии с предположением о необходимости оттока действующего вещества из надземных частей в корневую систему стоят также полученные мною данные о том, что с конца лета и осенью отток органических веществ идет только сверху вниз, но не в обратном направлении. В настоящее время мною ведутся опыты для получения других экспериментальных доказательств в пользу высказанного здесь рабочего предположения.

Принимая пока, что способность деревьев закаливаться возникает у них лишь после оттока из надземных частей в корневую систему какого-то действующего вещества, я попытался дальше найти среди надземных частей те органы растения, в которых оно синтезируется. Сама собой напрашивалась мысль, что местом его образования являются листья, где, как известно, имеются особенно благоприятные условия для синтетической деятельности. Этому предположению противоречил, однако, факт, что кольцевание препятствовало возникновению у деревьев способности к закаливанию и при обрыве всех листьев. В одном из дальнейших своих опытов я выяснял: не является ли местом синтеза предполагаемого действующего вещества крона дерева с листьями и почками? Для решения этого вопроса я применил у абрикоса двойное кольцевание ствола, на котором не было ни листьев, ни ветвей. В этих опытах вымерзла не только крона над верхним кольцом, но и ствол между двумя кольцами (рис. 14). Ниже же второго кольца ствол перезимовал и в этих опытах без повреждений. Эти результаты показали, что действующее вещество может, следовательно, образовываться и в стволе деревьев, т. е. для этого не нужно ни листьев, ни почек.

Рис. 14. Взрослые деревья абрикоса после перезимовки; двойное кольцевание ствола; выжили только части ствола ниже второго кольца.

Рассматриваемый опыт, однако, допускает возражение: вымерзание ствола между двумя кольцами могло произойти не потому, что в коре ствола вырабатывалось предполагаемое действующее вещество. Последнее могло поступить сюда из кроны дерева еще до кольцевания, и вымерзание ствола тогда произошло бы оттого, что действующее вещество не успело до второго кольцевания стечь вниз в корневую систему. Для проверки этого возражения был поставлен другой подобный же опыт, где второе (нижнее) кольцевание было сделано спустя один месяц после верхнего кольцевания. В этом варианте дано было время для стекания действующего вещества в корневую систему. Однако, и в этом опыте ствол между двумя кольцами вымерз. Таким образом было доказано, что действующее вещество несомненно могло синтезироваться и в стволе дерева, в отсутствии листьев и почек.

Так как у растений имеется основное противоречие между морозостойкостью и состоянием роста, а последнее связано с деятельностью активных

(ростовых) веществ, то естественно напрашивается мысль, что и предполагаемое действующее вещество, влияющее на способность клеток к закаливанию, следует искать среди активных веществ, участвующих в процессах роста. Прежде всего, можно было думать, что отток действующего вещества в корневую систему связан с наступлением у плодовых деревьев периода покоя, показателем которого является неспособность почек на ветвях распускаться после обрыва у них всех листьев. Сопоставление срока появления у плодовых деревьев периода покоя и срока наступления у них безопасного кольцевания показывает, что первый наступает значительно раньше второго. В моих опытах абрикос при кольцевании в первой половине августа был уже в периоде покоя и тем не менее кольцевание ветвей и ствола в эти сроки вызвало у него последующей зимой вымерзание выше кольца. Очевидно, осеннее вызревание плодовых деревьев представляет явление отличное как от периода покоя, так и от тесно связанных с ним процессов накопления запасов.

Установление факта, что действующее вещество, влияющее на способность растений к закаливанию, может образовываться в конце лета и в стволе деревьев, наводит на мысль, что его образование каким-то образом связано с ростом дерева в толщину, т. е. с камбиальным ростом. Последний, как известно, у плодовых деревьев обычно наблюдается в конце лета, когда они уже вступили в период покоя, и нередко затягивается, особенно в нижней части ствола до поздней осени. Например, Blake (1936) наблюдал у персика очень позднюю активность камбия в нижней части ствола, так что здесь даже в октябре можно было производить окулировку. У сосны, по Wight (1933), в отдельных случаях прекращение камбиального роста в нижней части ствола было только 29 ноября. Определения интенсивности камбиального роста в кроне плодовых деревьев по моей просьбе на Киргизской плодово-овощной опытной станции были сделаны М. А. Соловьевой, которой я пользуюсь здесь случаем выразить благодарность. Работа камбия, по моему предложению, оценивалась ею по легкости отделения коры от древесины, что может служить простым показателем деятельности камбия. Сделанные определения показали, что в 1944 г., даже 27 сентября, деятельность камбия у яблони в 2—4-летнем приросте была оценена баллом 4, т. е. она была весьма интенсивна. То же наблюдалось и у Королевского абрикоса.

Предполагаемой связи камбиального роста с образованием действующего вещества, как будто, противоречит вымерзание ствола у абрикоса между двумя кольцами, из которых нижнее было сделано на месяц позже верхнего. Считается, что кольцевание прекращает деятельность камбия ниже кольца. Так как я давал имевшемуся здесь действующему веществу достаточное время для стекания в корневую систему, то вымерзания ствола между двумя кольцами не должно было бы быть, между тем оно наблюдалось. К сожалению, в этом опыте я не проверил, действительно ли кольцевание и в конце лета вызывает прекращение деятельности камбия? По данным Соловьевой, камбиальная деятельность у плодовых деревьев, например, не прекращалась до поздней осени в вариантах с ранним обрывом всех листьев. Все это делает желательным дальнейшее выяснение предполагаемой связи между камбиальным ростом и продукцией действующего вещества.

В связи с этим напрашивался также вопрос: не является ли действующее вещество, препятствующее закаливанию клеток, ауксином? В настоящее время можно лишь сказать о том, что делается с ауксином в деревьях зимой. Oserkowsky (1942) брал пробы у однолетних яблонь и груш и определял в них содержание ауксина. Автор нашел, что в периоде покоя в коре плодовых деревьев отсутствует ауксин, способный к диффузии; в ней имеется лишь ауксин в неактивном виде, который можно выделить только экстракционным способом. Но способность к полярному передвижению диффузного ауксина у плодовых деревьев сохранялась и в периоде покоя. При даче таким деревьям извне индолил-уксусной кислоты, у них наблюдалось полярное

ее передвижение. Следует упомянуть, что у автора покоящиеся деревья стояли зимой в теплой оранжерее. Эти данные показывают, что наши плодовые деревья действительно к зиме освобождаются от ауксина в активной форме.

Возникает также вопрос, передвигается ли действующее вещество только по коре или же оно способно распространяться и по древесине? Если действующим веществом является диффузионный ауксин, то на этот вопрос, повидимому, следует дать утвердительный ответ. Oserkowsky (1942), отделяя кору от древесины, свертывал ее в трубочку и помещал ее на агаровые блоки. Он нашел, что у плодовых деревьев примерно от $^1/_3$ до $^1/_2$ всего ауксина передвигалось по древесине. Поэтому возможно, что в моих опытах вымерзала только кора, как следствие того, что кольцевание прерывало отток вещества только по ней. Отток же действующего вещества по древесине этой операцией не нарушался и эти ткани могли поэтому освободиться от действующего вещества и получить способность успешно закаливаться. Если бы мы перерезали одну только древесину в ветвях плодовых деревьев, не нарушая их водоснабжения, то, быть может, можно было бы получить вымерзание древесины и благополучную перезимовку коры.

Если действующее вещество способно передвигаться не только по коре, но и по древесине, то тогда должно отсутствовать боковое передвижение предполагаемого действующего вещества из одних тканей в другие, в частности из коры в древесину. Иначе кольцевание коры не могло бы вызывать ее вымерзания. Я пытался проверить возможность бокового передвижения искомого действующего вещества, оставляя при кольцевании в коре мост, около $^1/_4$—$^1/_5$ части окружности. В результате последующего разрастания такой мост обычно увеличивался и достигал половины окружности. Такие частично окольцованные ветви у абрикоса перезимовали благополучно, а у персика они были зимою значительно повреждены. Эти данные показывают, что боковое передвижение действующего вещества хотя и возможно, но при большей продукции его, как, например, у персика, оно не успевает своевременно стечь. Если отток действующего вещества весьма сильно замедляется даже при наличии моста, то нет ничего удивительного в том, что передвижение его через ланолиновую прослойку в моих опытах было весьма несовершенным. Если внутри коры боковое медленное передвижение действующего вещества возможно, то передвижение его из коры в древисину должно быть настолько несовершенным, что кора, очевидно, таким путем не в состоянии освободиться от действующего вещества. Все эти и ряд других вопросов составляют предмет моих текущих работ по физиологии зимостойкости плодовых деревьев.

6. Возникновение у плодовых деревьев способности к осенне-зимнему закаливанию

Приведенные в данной статье опыты показали, что плодовые деревья должны сначала получить еще осенью способность к закаливанию. Мы, очевидно, должны у них различать два резко различных физиологических состояния: 1) вегетирующее (летнее) и 2) закаленное (зимнее). Что закаленное состояние клеток зимующих растений отличается наличием особых свойств, теперь уже известно. Можно указать на резкое увеличение проницаемости плазмы, на устойчивость плазмы, особенно поверхностного ее слоя, к механическим деформациям (Scarth, Levitt и Siminovitch, 1940), на сильное снижение интенсивности дыхания (Newton и Anderson, 1931) и др. Состояние осеннего вызревания деревьев является, очевидно, переходным.

В вегетирующем состоянии в растениях интенсивно протекают процессы роста и развития. Все имеющиеся данные показывают, что процессы роста и развития протекают под влиянием активных веществ. Поэтому можно считать, что вегетирующее состояние в растениях поддерживается с помощью этих веществ. Так как и при закаливании происходит ряд изменений свойств

протоплазмы, препятствующих образованию внутри ее льда, то мы должны признать, что вегетирующему состоянию соответствует у зимующих растений другое состояние протопласта. Для возникновения у них способности к осенне-зимнему закаливанию клетки, очевидно, должны освободиться от тех активных веществ, которые поддерживают протопласт в вегетирующем состоянии. Для этого плодовые деревья должны закончить все процессы роста и плодоношение. При этом имеющиеся физиологически активные вещества переходят в неактивное состояние, но этот процесс не доходит, повидимому, до конца и оставшаяся в деятельном виде часть активных веществ должна стечь в корневую систему. Последняя, будучи укрыта почвой, не нуждается в способности к усиленному закаливанию. Полярный ток ростовых веществ, а во второй половине лета и ток запасных органических веществ сверху вниз представляют у плодовых деревьев нормальное явление.

Освободившись от активных веществ, клетки растений теряют вегетирующее состояние, т. е. становятся физиологически зрелыми. Они приобретают после этого новые свойства. Прежде всего они становятся способными успешно проходить первую и вторую стадии закаливания. Можно предполагать, что освобождение клеток от активных веществ вызывает у них преобладание процессов распада над синтезом. Как известно, осенью у зимующих растений наблюдается интенсивный гидролиз крахмала и белков на более простые соединения.

Остается необъясненным, почему гидролиз крахмала особенно полно проходит у наиболее морозостойких растений, а менее морозостойкие древесные растения при тех же условиях содержат много крахмала (Пояркова, 1924)? С рассматриваемой точки зрения этот факт можно объяснить более полным освобождением тканей морозостойких растений от активных веществ. Представляется интересным проверить, не является ли вообще осенний гидролиз крахмала у деревьев результатом обеднения их клеток активными веществами, в частности веществами роста, из-за инактивирования и прекращения их продукции благодаря понижению температуры (прекращение процессов роста). Что дело здесь не только в понижении температуры видно из того, что усиленный гидролиз идет в клетках и при засухе, т. е. в отсутствие пониженных температур, когда процессы роста также резко ослабляются.

В соответствии с этим стоит и то, что максимум содержания крахмала у деревьев совпадает с наиболее интенсивным камбиальным ростом (Wight, 1933). Необъяснимым до сих пор оставался также факт наличия у древесных растений весеннего крахмального максимума. До распускания листьев, еще при пониженных температурах, в деревьях проделывается колоссальная химическая работа по превращению сахаров, защищающих зимой клетки от вымерзания, в крахмал. Чем вызываются эти превращения, неизвестно. Если вспомнить, что перед распусканием почек происходит накопление больших количеств ростовых веществ, то возможно, это объясняет резкое преобладание в это время синтеза над гидролизом. Дальнейший, более медленный гидролиз крахмала вероятно связан с резким уменьшением количества ростовых веществ в результате потребления их при интенсивном росте.

Не всегда плодовые деревья имеют возможность к осени своевременно закончить процессы роста и плодоношение. Особенно часто наблюдается это в отношении камбиального роста деревьев, который иногда может затягиваться до поздней осени. Камбильный рост несомненно связан с наличием и воздействием физиологически активных веществ, избыток которых обычно оттекает вниз. Поэтому дальнейшее изучение влияния камбиального роста на способность растения к закаливанию представляется весьма интересным. Если эта связь подтвердится, то потребуется разработка способов ее регулирования. Менее часто встречается осеннее цветение плодовых деревьев, которое также является показателем ненормальных случаев образования осенью в тканях большого количества ростовых веществ. Совершенно неизученным остается влияние обильного и позднего плодоношения на способность деревьев к закаливанию.

Причину обычно видели в истощении деревьев запасными веществами. Так как и после обильного и позднего плодоношения у деревьев следующей весной получаются удовлетворительная облиственность и прирост, то весьма сомнительно, чтобы неудовлетворительная перезимовка в этих случаях вызывалась недостатком углеводов. Более вероятным представляется воздействие плодов на все другие части дерева для поддержания их в вегетирующем состоянии.

Изложенные в данной статье результаты опытов дают возможность по-новому подойти как к явлению морозостойкости растений, так и к физиологии клетки. Признававшееся до сих пор за накоплением сахаров ведущее значение в настоящее время не в состоянии уже объяснить многих резких изменений в морозостойкости растений. Выявляемая теперь роль активных веществ дает возможность подойти к физиологическому анализу с новой стороны и обещает дальнейшее продвижение в изучении мало доступных внутриклеточных изменений. Уже в самом начале этой работы встает не только целый ряд вопросов, но и намечаются конкретные экспериментальные пути их разрешения.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
15 VI 45

ЛИТЕРАТУРА

Кизюрин А. Сад и огород, 4, 13, 1930.
Колесников М. А. Влияние морозов на состояние плодовых насаждений Азово-Черноморского края. Аз.-Черном. краев. книгоизд., 1935.
Луговой М. Физиологическое значение осенней поливки плодовых деревьев, СПб., 1913.
Мичурин И. В. Плодоовощн. хоз., 10, 16, 1933.
Мошков Б. А. Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 3, 6, 235, 1935.
Пояркова А. И. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 54 (3), 91, 1924.
Ро Л. М. Праці Млївської садово-городньої досв. ст., відділ плодівництва, 19, 1, 1929.
Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений, Сельхозгиз, 1940; Сб. работ по физиол. растений памяти Тимирязева, Изд. АН СССР, 311, 1941.
Чрезуленко П. Н. Повреждения садов морозами и мероприятия по их восстановлению. Сельхозгиз, 1944.
Чвилев Н. М. Массовая гибель плодовых деревьев. Изд. „Коммуна". Воронеж, 1, 1930.
Чендлер У. Х. Плодоводство. Сельхозгиз, 1935.
Blake M. A. Amer. Soc. Hort., Sci, 33, 240, 1936.
Filewicz Wl. Report 9 Intern. Hort. Congr. Roy. Hort. Soc., London, 312, 1930.
Macoun W. T. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 15, 13, 1918; ibid, 18, 160, 1922.
Magness I. R. Wash. Agr. Exp. Sta. Bull., 236, 1, 1929.
Newton R. and Anderson J. A. Canad. J. Res., 5, 337, 1931.
Oserkowsky I. Amer. J. Bot., 29 (10), 858, 1942.
Potter G. F. Proc. Amer Soc. Hort. Sci., 36, 185, 1939.
Rawlings C. O. and Potter G. F. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 34, 44, 1937.
Scarth G. W., Levitt J. and Siminovitch D. Cold Spring Harbor Symposia on Quantit. Biology, 8, 102, 1940.
Tingley M. A., Smith W. W., Phillips T. G. and Potter G. F. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 36, 177, 1939.
Waring I. H. and Hilborn M. T. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 34, 52, 1937.
Wight W. New Phytologist, 32 (2), 77, 1933.

I. TUMANOV. PHYSIOLOGY OF THE FALL MATURING OF FRUIT TREES. DEVELOPMENT OF THE HARDENING CAPACITY

SUMMARY

Examining cases of complete winter killing of orchards the author concludes that they are frequently predetermined by the unfavourable conditions of the summer and fall preceding the event. Fruit trees are capable of hardening only in case they had sufficient time to complete their growth and fruiting

processes. Short, damp, cold and droughty summers, and wrong methods of tending the orchards, may prevent successful developmentof the hardening capacity against winter and autumn colds. Plants whose processes of growth are not yet completed are not capable of hardening. The development in plants of the hardening capacity is termed by the author „the fall maturing of fruit trees".

By means of a total defoliation of trees at different times the author revealed the importance of the reserve substances accumulation for the frost resistance of the fruit trees. Experiments have shown that safe wintering of fruit trees actually required a certain accumulation in the plant tissues of reserve substances, but the quantity required was much less than that which was necessary in order to obtain next spring a normal foliation and satisfactory increase of growth. In the majority of cases peach, apricot and apple trees possessed sufficient reserves of substances for safe wintering already in the middle of August, and the defoliation after this date did not result in the winter killing of trees. In the majority of cases it was not the deficiency in carbohydrates that accounted for the winter killing of trees.

The defoliation of separate branches of the upper or lower halves of the same branch has proved that in the second half of the summer the current of reserve substances went only downwards but never upwards. In cases of particularly early defoliations only the defoliated branches were killed. Individual branches of the same tree have shown marked differences in frost resistance.

Experiments have shown that ringing of trees exerted an enormous influence on the subsequent winter frost resistance of the fruit trees. Ringing of peach, apricot and apple trees in the beginning of August resulted next winter in the killing of bark and buds upwards from the ring. Downwards from the ring all parts of the tree safely wintered. Later dates of ringing proved to be less dangerous while ringing in October did not affect subsequent wintering at all. Even an early ringing did not interfere with satisfactory wintering of trees if the rings recovered before the onset of the winter. Complete defoliation accomplished simultaneously with the ringing, thus eliminating the excessive accumulation of starch in the cells, also lead to winter killing.

In the majority of cases ringed branches with rings filled with lanolin safely wintered; iths fact points to the capacity of the active substance to travel, though in a very imperfect way, through the lanolin layer. It proves that the active substance, so strongly influencing the plant capacity of hardening, is not a common reserve substance but apparently belongs to a special group of active substances. Experiments of double-ringing of the apricot tree have proved that the active substance may be formed in the tree trunk even in the absence of leaves and buds. It is supposed that its formation is connected with the cambial growth.

Grounded on the experiments described the following preliminary hypothesis has been advanced. The development of the hardening capacity of fruit trees against autumn and winter colds is due to the fact that towards autumn the cells of wintering plants are devoid from the presence of the active substance which maintains them in the state of vegetation. In this process a part of the active substance passes into the state of inactivity and the other part descends down the bark into the root system. The accumulation of the active substance in the root system explains the inability of the latter to a successful hardening even in case roots were dug out before autumn and thus subjected to low temperatures.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1945 Classe des sciences biologiques

Е. И. РАТНЕР

О РОЛИ ТРАНСПИРАЦИИ В ПОГЛОЩЕНИИ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ РАСТЕНИЕМ В СВЯЗИ С КУЛЬТУРОЙ ЗАСОЛЕННЫХ ПОЧВ

(Представлено академиком **Л. А. Орбели***)*

Современные представления о механизме поглощения растением минеральных веществ из внешнего раствора возникли в значительной мере лишь после того, как усилиями ряда исследователей была развенчана роль транспирационного тока как основного двигателя поступления минеральных веществ в растение.

В работах Hasselbring (1914), Kieselbach (1916), Muenscher (1922), Mendiola (1922), Сабинина (1928), Schmidt (1936), Huber (1936) и др., с помощью разнообразных и весьма отличных друг от друга методов, были получены факты, свидетельствующие о независимости (или, во всяком случае, об отсутствии пропорциональной зависимости) процессов поглощения воды и минеральных солей растением. Этими исследованиями был расчищен путь для вскрытия новых, весьма важных закономерностей, характеризующих процесс поглощения растениями минеральных веществ из внешнего раствора и связь этого процесса с другими сторонами жизнедеятельности растительного организма.

Интересно отметить, что в исследовании этих закономерностей большую роль сыграли опыты, проведенные с изолированными корнями (Hoagland и Broyer, 1936; Prevot и Steward, 1936; и др.); эти опыты явились новым доказательством независимости от транспирационного тока поглощения солей высшим растением, так как в этих опытах поглощение солей корнями осуществлялось при отсутствии транспирирующих органов.

Тем не менее, следует признать, что вопрос о взаимосвязи между поглощением воды и минеральных солей растением отнюдь не нашел еще своего полного разрешения. Положение о независимости этих двух процессов, оставаясь верным в общей форме, под влиянием накапливающихся новых фактов в последнее время начинает вновь подвергаться ревизии (Freeland, 1937; Wright, 1939; Глобин, 1939; Phillis и Mason, 1940).

Особый интерес, не только теоретический, но и практический, представляет этот вопрос для культуры сельскохозяйственных растений на засоленных почвах, т. е. в условиях повышенной концентрации солей в почвенном растворе. Интерес этот определяется тем, что накопление солей, в особенности хлоридов, в клетках оказывает большое влияние на весь ход внутриклеточных процессов в растении, а в конечном счете и на урожай его. Следовательно, в зависимости от решения интересующего нас вопроса, вырисовывается роль и значение условий водоснабжения растений на засоленных почвах для накопления в них солей и проявления отрицательного влияния последних на урожай.

В настоящем сообщении мы ставим своей задачей привести некоторые экспериментальные данные, позволяющие ближе осветить вопрос о взаимосвязи между поглощением воды и минеральных солей растением и повышенной концентрации солей во внешнем растворе и рассмотреть значение этого

вопроса для культуры сельскохозяйственных растений на засоленных почвах.

Опыт № 1 был проведен в 1938 г. с кенафом сорта 01204. Растения выращивались в вегетационных сосудах на незасоленной лугово-болотной почве Узбекской опытной станции Новгубинститута (долина р. Чирчик под Ташкентом). В одной серии сосудов водоснабжение растений было обильным (70% от полной влагоемкости почвы), а в другой серии — недостаточным (35—40% от полной влагоемкости). В соответствии с этим и интенсивность транспирации растений была высокой в первом случае и низкой — во втором.

Засоление почвы создавалось внесением при набивке сосудов водного раствора NaCl из такого расчета, чтобы концентрация хлор-иона (исходя из содержания воды в почве) была одинаковой в обеих сериях опыта. Применялись две степени засоления: 0.075 норм. и 0.15 норм. (или 3 и 6 м-экв. NaCl на 100 г почвы при влажности в 70% от полной влагоемкости и соответственно $1^1/_2$ и 3 м-экв. NaCl при вдвое меньшей влажности почвы).

В возрасте 8, 17 и 32 дня растения были взяты для анализа на содержание в них хлора. Существенно подчеркнуть, что никаких заметных различий в развитии и внешнем виде растений во всех вариантах опыта в этом возрасте, особенно в первые два срока, не было обнаружено. Эти различия выявились лишь позднее.

Анализ обнаружил следующее содержание хлора в листьях (в % на абсолютно-сухое вещество) (табл. 1).

Таблица 1

Содержание хлора в листьях кенафа при различном водоснабжении растений

Концентрация хлор-иона в почвенном растворе	Возраст растений 8 дней		Возраст растений 17 дней		Возраст растений 32 дня	
	влажность почвы		влажность почвы		влажность почвы	
	70% от полн. влаг.	35% от полн. влаг.	70% от полн. влаг.	35% от полн. влаг.	70% от полн. влаг.	35% от полн. влаг.
Следы (исходная почва) . . .	0.28	—	0.21	—	0.17	—
0.075 норм. . . .	2.09	1.34	2.71	1.43	3.01	1.54
0.150 „ . . .	2.83	1.50	3.73	1.99	4.81	2.33

Как видно из таблицы, условия водоснабжения растений оказали решающее влияние на накопление в них хлора. При обильном водоснабжении и связанной с ним высокой транспирации, накопление в растениях хлора, даже при меньшей в опыте концентрации его в почвенном растворе, было значительно выше, чем при удвоенной концентрации, но в условиях пониженного водоснабжения.

Опыт № 2 был направлен на решение того же вопроса путем непосредственного влияния на интенсивность транспирации растений.

Последнее достигалось тем, что растения (ячмень сорта Вичер 01163), предварительно выращенные в водных культурах на несколько измененной смеси Гельригеля (замена хлористого калия сернокислым и хлорного железа лимоннокислым), переносились в трехнедельном возрасте в специально устроенные большие застекленные камеры. В одной из этих камер создавалась атмосфера, насыщенная водяными парами; для этого на дне камеры помещалась увлажненная марля и ставились широкие плоские сосуды с водой, а также производилось опрыскивание стен и крыши камеры изнутри тонко распыленной струей воды. В другой камере создавалась атмосфера, бедная водяными парами; для этого на дне камеры устанавливались широкие плоские сосуды с крепкой серной кислотой. В дальнейших опытах, при большой сухости внешнего атмосферного воздуха, через вторую камеру просто пропускался время от времени атмосферный воздух при помощи вентилятора.

В трехнедельном возрасте растения переносились из сосудов с питательным раствором Гельригеля в сосуды с уравновешенным раствором солей Вант-Гоффа (в концентрации $^1/_{20}$ от нормы) и немедленно помещались в камеры, в которых оставлялись на 24 часа при рассеянном свете. Через систему каучуковых трубок, выведенных наружу, жидкость в сосудах аэрировалась каждые $1^1/_2$—2 часа (с перерывом на ночь) по 10—15 минут, без открывания камер.

Анализ растений обнаружил в них следующее содержание хлора (в % на сухое вещество):

Перед опытом (контроль)	0.144
Растения из сухой камеры (высокая транспирация)	2.51
Растения из влажной камеры (ослабленная транспирация)	1.23

Следовательно, и при такой постановке опыта зависимость накопления хлора в растениях от интенсивности транспирации была выражена достаточно ясно.

Однако, в отношении как 1-го, так и 2-го опытов возможно возражение: наблюдаемая взаимосвязь между поступлением воды и минеральных солей в растение обязана коренному изменению осмотических свойств корневых клеток под влиянием токсического действия повышенных концентраций солей во внешнем растворе.

Именно так ставит вопрос Curtis (Кэртис, 1937), который, отвергая наличие взаимосвязи между поглощением воды и минеральных солей растением, допускает ее, как исключение, в случае повреждения корней высокими концентрациями солей во внешнем растворе. Еще ранее Hoagland (1919) указал, что при низких концентрациях солей поглощение их растением идет независимо от поглощения воды, при повышенных же концентрациях эта зависимость выступает в заметной степени.

Следует отметить, что результаты опыта № 1, изложенного выше, не говорят в пользу такого допущения. Действительно, в этом опыте первая степень засоления лишь весьма мало отразилась на конечном урожае кенафа; во всяком случае, говорить о токсическом действии солей на растение здесь не приходится. Вторая же степень засоления вызвала в дальнейшем полную гибель растений, т. е. токсическое действие солей выявилось здесь в сильной степени. Между тем, как видно из приведенной выше таблицы, зависимость поступления хлора от условий водоснабжения выражена в первом случае с неменьшей резкостью, чем во втором.

Тем не менее, для дальнейшего уточнения вопроса в следующих опытах были взяты более низкие концентрации солей.

Опыт № 3, проведенный в тех же условиях, как и опыт № 2, имел своей целью выяснить влияние разной интенсивности транспирации на поглощение хлора растениями из раствора $KCl + CaCl_2$. Концентрация хлор-иона в растворе составляла 6 м-экв. на 1 л.

Растения (кукуруза сорта Стерлинг) предварительно выращивались в водных культурах на половинной норме питательной смеси Гельригеля и взяты были в опыт в 14-дневном возрасте (38 растений на сосуд). Взаимодействие корней с раствором $KCl + CaCl_2$ при разной интенсивности транспирации продолжалось 48 часов. Анализ растворов обнаружил поглощение растениями за опытный период следующих количеств хлора:

Растениями из сухой камеры (интенсивная транспирация)	59.8 мг
Растениями из влажной камеры (ослабленная транспирация)	39.2 „

При этом затрачено было воды в первом случае 255 см³, а во втором 105 см³.

Опыт № 4 направлен был на решение того же вопроса в отношении поглощения катиона, а именно калия.

Растения (кукуруза сорта Стерлинг) предварительно выращивались в водных культурах на половинной норме смеси Гельригеля, приготовленной на богатой кальцием водопроводной воде.

В 18-дневном возрасте растения были перенесены в сосуды, содержавшие раствор KCl полуторной концентрации по норме Гельригеля, и, после 48-часового взаимодействия с раствором при разной интенсивности транспирации, подвергались анализу на содержание калия. Результаты анализа приведены в табл. 2.

Таблица 2

Поглощение калия растениями (в мг на сосуд с 25 растениями) из раствора KCl в зависимости от интенсивности транспирации

	Общее содержание калия (в мг)	Поглощено калия из раствора (в мг)
Перед опытом (контроль) . . .	22.04	—
Растения из сухой камеры (высокая транспирация)	32.76	10.72
Растения из влажной камеры (ослабленная транспирация) .	28.87	6.83

За время опыта было испарено растениями из сухой камеры 150 $см^3$ воды, растениями из влажной камеры 65 $см^3$.

Таким образом, отмечается зависимость поглощения растениями как хлора, так и калия от интенсивности транспирации.

Наконец, наиболее убедительное доказательство в пользу существования этой зависимости получено было в следующем опыте.

Опыт № 5. В отличие от всех предыдущих опытов, проведенных с растворимыми солями, в этом опыте калий и кальций вносились в адсорбированном состоянии на пермутите.

В этих условиях могло быть осуществлено достаточное снабжение растений катионами при полном устранении указанного возражения о возможном неблагоприятном влиянии повышенной концентрации солей в растворе на корневую систему растений. [1]

Для устранения также возможного возражения о вредном влиянии на корневую систему неуравновешенности раствора, или щелочной реакции среды, пермутит насыщался калием лишь до 30% от его обменной емкости, остальные 70% были замещены кальцием. Реакция суспензии была близка к нейтральной.

Наконец, для устранения возможности проявления засасывающего действия транспирации через стареющие части корней (Сабинин, 1940) нами взяты были для опыта совсем молодые растения (кукуруза сорта Стерлинг), всего лишь 12-дневного возраста.

Растения предварительно выращивались в водных культурах на питательной смеси Гельригеля, разбавленной в 4 раза.

Весьма тонко размолотый пермутит был взят из расчета 120 мг калия на сосуд, емкостью около 0.5 л (соответствует норме Гельригеля).

[1] По данным Авдонина (1939, 1941), для молодых растений даже концентрация солей обычных водных культур является часто неблагоприятной. Следовательно, опыты №№ 3 и 4 не совсем свободны от возражения о возможном изменении осмотических свойств клеток корней под влиянием повышенных концентраций солей в растворе.

Были отобраны совершенно одинаковые по внешнему виду растения, по 38 шт. на вариант.

Опыт продолжался 48 часов. Результаты его даны в табл. 3.

Таблица 3

Поглощение растениями калия из суспензии пермутита в зависимости от интенсивности транспирации

	Сухой вес растений (в г)	Количество испарившейся воды (в см³)	Обнаружено в растениях (в мг)		Поглощено из пермутита (в мг)	
			K	Ca	K	Ca
Контроль (перед опытом)	2.08	—	33.4	12.6	—	—
Растения из сухой камеры (высокая транспирация) .	2.45	270	72.5	15.0	39.1	2.4
Растения из влажной камеры (ослабленная транспирация)	2.37	98	48.2	13.4	14.8	0.8

Из таблицы видно, что и при такой постановке опыта, свободной от указанных возражений, зависимость поглощения растениями катионов от поглощения ими воды выражена весьма отчетливо.

Какова же природа этой зависимости? Можно ли ее представить себе как пассивное увлечение катионов вместе с поглощаемой растениями водой?

На основании данных опыта № 5 на этот вопрос можно с уверенностью ответить отрицательно.

Действительно, для того, чтобы поглотить указанное в таблице количество калия, растения должны были бы пропустить через себя много литров воды, так как концентрация калия в растворе в нашем случае могла составить лишь ничтожную величину (это тот калий, который отщеплялся от пермутита в результате гидролиза). Между тем, растения даже в сухой камере испарили за опытный период всего лишь 270 см³ воды, что могло обеспечить поглощение калия в размере какой-нибудь доли миллиграмма. Таким образом, поглощение катионов в приведенном опыте следует рассматривать в обоих вариантах как процесс активный; взаимосвязь же его с поглощением воды должна итти по другой линии, связанной с внутренними факторами, определяющими собой поглощение и передвижение минеральных веществ в растительном организме.

На основании соображений, излагаемых ниже, одним из таких решающих внутренних факторов мы считаем степень насыщенности растения минеральными веществами. Нам представлялось, что во всех изложенных опытах этот фактор сыграл решающую роль для проявления взаимосвязи между поглощением воды и минеральных веществ растением и что в этом направлении следует искать ключ и к обоснованию причин различной роли транспирационного тока при поглощении веществ из сильно разбавленных и более концентрированных растворов.

Экспериментальная проверка этого вопроса велась нами в тех же условиях, которые описаны для опыта № 5.

Опыт № 6. В целях получения растений (кукуруза сорта Стерлинга достаточно резко отличающихся по содержанию минеральных веществ, выращивание их велось в одном случае на питательной смеси Гельригеля, разбавленной в 20 раз, а в другом — на той же питательной смеси, разбавленной в 2 раза. Проростки взяты были для опыта в 10-дневном возрасте. Содержание калия в них составляло в первомслучае 0.756, а во втором 1.877%.

Длительность опыта 48 часов (8—10 августа 1942 г.). Результаты его представлены в табл. 4.

Из таблицы видно, что у растений, слабо насыщенных калием, интенсивность транспирации не оказала никакого влияния на поглощение ими калия из внешней среды; у растений же сильно насыщенных калием, интенсивность транспирации выступает в качестве решающего фактора, определяющего их способность к дальнейшему поглощению этого катиона из внешней среды.

Таблица 4

Поглощение растениями калия из суспензии пермутита в зависимости от интенсивности транспирации и исходной насыщенности растений калием

	Растения, бедные калием				Растения, богатые калием			
	сухой вес проростков (в г)	количество испарившейся воды (в см³)	общее содержание калия (в мг)	поглощено из пермутита (в мг)	сухой вес проростков (в г)	количество испарившейся воды (в см³)	общее содержание калия (в мг)	поглощено из пермутита (в мг)
Контроль перед опытом	1.22	—	9.23	—	1.95	—	36.64	—
Растения из сухой камеры (высокая транспирация)	1.45	110	18.00	8.77	2.60	180	56.80	20.18
Растения из влажной камеры (ослабленная транспирация) . . .	1.46	55	18.17	8.94	2.78	45	41.46	4.82

Если сопоставить поглощение калия из пермутита растениями этих двух серий, в условиях подавленной транспирации (влажная камера), то можно видеть, что растения, высоко насыщенные калием, оказались в состоянии поглотить лишь половину того количества калия, которое поглощено было растениями, слабо насыщенными этим катионом. В условиях же усиленной транспирации (сухая камера) получились обратные отношения: растения, высоконасыщенные калием, поглотили его в два раза больше, чем растения, слабо насыщенные им. Последнее обстоятельство объясняется тем, что, имея значительно более развитую листовую поверхность (см. данные по сухому весу), высоко насыщенные калием растения испарили больше воды, чем растения, слабо насыщенные калием.

Таким образом, вопрос об участии транспирационного тока в поглощении минеральных веществ растением не имеет однозначного решения. В зависимости от состояния растения, а в данном случае — от степени насыщенности его минеральными веществами, поглощение последних может быть и совершенно ничтожным, и может играть роль решающего фактора.

В свете этих данных приобретает иное освещение и вопрос о значении концентрации раствора для проявления роли транспирационного тока в поглощении минеральных веществ растением. В отличие от сильно разбавленных растворов, растворы повышенной концентрации обеспечивают быстрое насыщение корней минеральными веществами и, как результат этого, усиление роли транспирационного тока в дальнейшем поглощении этих веществ растением. Этим не исключается допущение Curtis, что при более высоких концентрациях, лежащих уже выше порога токсичности, в результате отравления корневой системы и нарушения ее роли активного регулятора погло-

щения веществ растением, начинает проявляться и пассивное поступление солей в растение вместе с поглощаемой им водой.[1]

Какие же теоретические положения могут быть признаны для объяснения приведенных нами фактов?

Нам представляется, что сущность этих явлений неразрывно связана с вопросом о путях передвижения минеральных веществ в растительном организме. Обнаруженные нами особенности взаимодействия корней растения с коллоидами почвы, заключающиеся в наличии в растении двух противоположно направленных катионных потоков, пронизывающих все растение, дали нам возможность допустить (Ратнер, 1944), что потоки эти идут по одной и той же живой ткани, повидимому по флоэме. Факты, приведенные в настоящем сообщении, могут быть также объяснены, исходя из этого положения. Механизм быстрого передвижения ионов по живым, богатым коллоидным содержимым клеткам может быть в настоящее время удовлетворительно обоснован, исходя из теории поверхностной миграции ионов, развитой Jenny и Overstreet (1939) в применении к случаям взаимодействия корней растения с коллоидными адсорбентами. На этот путь, по существу, стал и Brooks (1937, 1939) для объяснения передвижения ионов внутри клетки от поверхностных слоев плазмы к внутренним, а также Mc Calla (1940) для объяснения механизма поглощения минеральных веществ почвы бактериальными клетками. Современные представления о связи протоплазмы отдельных клеток через плазмодесмы дают дальнейшее основание для допущения поверхностной миграции ионов в растении по плазме живых клеток.

Принципиальная возможность передвижения минеральных веществ в растении вверх по флоэме была показана в опытах Gustafson и Darken (1937), а также Mason и Phillis (1940).

Основным фактором, обусловливающим направление движения ионов (во всяком случае катионов) от наружных клеток корней к внутренним и далее к надземным органам, является дыхание клеток, точнее — постоянно продуцируемый в процессе дыхания ион водорода, за счет обмена, с которым катионы передвигаются от клеток, более насыщенных ими, к клеткам, менее насыщенным. Десорбция катионов в клеточный сок при помощи водорода, углекислоты и органических кислот поддерживает слабую насыщенность плазмы металлическими катионами, и вследствие этого, пока клетка или совокупность клеток, составляющих данную ткань, находится на высоком уровне жизнедеятельности, передвижение катионов продолжается в одном направлении.

Однако, такой тип поглощения может господствовать в растении лишь

---

[1] Следует, однако, отметить, что такой механизм поступления солей может иметь место лишь при гибельных для растений концентрациях. Причина гибели растений в этих условиях, видимо, в том и заключается, что в результате нарушения регулирующей роли корневой системы, ведущего к пассивному поглощению вместе с водой также и содержащихся в ней солей, последние быстро переполняют ткани растения, вызывая отравление организма.

В случае же концентраций не резко токсичных, такое пассивное поглощение растением внешнего раствора в неизмененном виде не может иметь место как более или менее длительное явление. Об этом свидетельствуют простые расчеты общего содержания солей в растении, с одной стороны, и в поглощенной им воде при длительном периоде наблюдения — с другой. Так, например, конечный урожай кенафа в приведенном выше опыте № 1, при первой степени засоления и оптимальной влажности почвы, содержал количество хлора, соответствующее менее чем 10% от общего содержания этого иона во всем объеме почвы в сосуде.

Между тем, во взрослом состоянии, растения этого варианта опыта испаряли в течение одного лишь дня 30—40% от общего количества воды в сосуде. В сумме же за весь вегетационный период количество испарившейся воды в десятки раз превысило общее количество воды в сосуде.

Если бы соли поглощались растением в той же концентрации, в какой они имелись во внешнем растворе, все количество хлора, содержащееся в почве, должно было бы быть в этих условиях извлечено растением практически нацело в течение небольшого числа дней. Поскольку же это не имело места, постольку допущение о пассивном поглощении солей вместе с поглощаемой водой должно здесь отпасть.

до тех пор, пока насыщенность плазмы клеток металлическими катионами не достигает известного предела. Этот предел наступает тогда, когда общее содержание катионов в клетке становится достаточно высоким. Фундаментальным фактом, говорящим об изменении насыщенности коллоидных элементов клетки катионами при повышении общего содержания последних в растении, является установленная в работе Phillis и Mason (1940a) закономерность, согласно которой, по мере повышения общего содержания катионов (калия и кальция) в растении, все бо́льшая часть этих катионов обнаруживается в нем в адсорбированном состоянии.

Прогрессивно возрастающая насыщенность адсорбирующего аппарата клеток живых тканей катионами, по мере увеличения их общего содержания в клетках, должна все более ограничивать возможности дальнейшего передвижения катионов по этим тканям в порядке поверхностной миграции ионов. В этих условиях все большую роль в передвижении по растению поглощенных корнями катионов начинает играть транспирационный ток, при помощи которого они и транспортируются из корней в надземные органы.

Если же транспирационный ток подавлен, катионы накапливаются в корнях, мешая дальнейшему поглощению катионов из внешней среды.

Последнее иллюстрируется данными о содержании калия в корнях растений из только что приведенного опыта (цифры предыдущей таблицы относятся к надземным органам),

Таблица 5

Содержание калия в корнях [1]

	Растения, бедные калием		Растения, богатые калием	
	содержание калия в корнях (в мг)	превышение над контролем (в мг)	содержание калия в корнях (в мг)	превышение над контролем (в мг)
Контроль (перед опытом)	4.72	—	7.47	—
Растения из сухой камеры (высокая транспирация)	6.95	2.23	8.97	1.50
Растения из влажной камеры (низкая транспирация)	6.63	1.91	12.25	4.78

Как видно из табл. 5, у высоко насыщенных калием растений подавление интенсивности транспирации привело к задержке поглощенного растениями калия в корнях.

Какое значение может иметь совокупность приведенных нами фактов в естественных условиях произрастания растений и в условиях сельскохозяйственной практики?

Совершенно очевидно, что значение это определяется условиями минерального питания растений на данных почвах. На незасоленных почвах, особенно на почвах, подвергаемых интенсивному выщелачиванию атмосферными осадками (подзолистые почвы, красноземы), питание растений осуществляется, главным образом, за счет использования адсорбционно-связанных питательных веществ почвы (во всяком случае катионов). Содержание солей в почвенном растворе здесь обычно весьма ничтожно. В этих условиях участие транспирационного тока в поглощении растением минеральных веществ имеет мало предпосылок для своего проявления.

Эти предпосылки ограничены не только потому, что концентрация солей в почвенном растворе ничтожна, но и потому, что почвенный поглощающий

[1] Сюда включено и содержание калия в остатках эндосперма семян.

комплекс выступает здесь в качестве фактора, регулирующего использование данным поколением растений обменных катионов почвы. Чем ниже насыщенность коллоидного комплекса почвы теми или иными катионами, тем ограниченнее возможности использования их растением в избыточных количествах и высокого насыщения ими живых проводящих тканей.

В цитированной выше работе Phillis и Mason (1940a) было наглядно показано, что обогащение тканей адсорбированной фракцией катионов характеризует собой условия избыточного потребления (luxury consumption); следовательно, при наличии „конкуренции" за связывание катионов со стороны коллоидного комплекса почвы слабо насыщенного ими, адсорбированная фракция катионов в тканях растений не может быть богато представлена.

При низком же насыщении тканей катионами, в растении, как мы видели, господствует тип поглощения, совершенно независимый от поглощения воды.

Более заметным может быть участие транспирационного тока в поглощении минеральных веществ растением на сильно удобренных почвах или вообще на почвах, хорошо снабженных минеральными элементами.

Известное значение должны иметь здесь также изменения коллоидно-химических свойств растительных тканей под влиянием возраста и прохождения растением отдельных стадий своего развития (Овечкин и Бурьян, 1936).

Можно полагать, что старение растений и связанное с этим падение активности его коллоидной системы при взаимодействии с внешней средой (Ратнер, 1944a, 1944b) создают предпосылки для усиления роли транспирационного тока в поглощении минеральных веществ растением.

Наконец, роль транспирационного тока в поглощении минеральных веществ растением приобретает исключительное значение на засоленных почвах. Можно сказать, сама возможность накопления тех громадных количеств солей, которые часто обнаруживаются в растениях, выросших на засоленных почвах, обязана в основном этой роли транспирационного тока (во всяком случае для мезофитов).

Интересно отметить, что наблюдаемое у многих сельскохозяйственных растений торможение процессов роста при засолении на ранних фазах развития, при котором, следовательно, испарение воды идет беспрепятственно, а накопление органической массы затруднено или совсем не идет, — что задержка эта в росте уже резким образом сказывается на накоплении солей в клетках, определяя в значительной мере малую устойчивость этих растений к засолению почвы.

Так, например, в одном из наших вегетационных опытов испытывалось отношение к засолению почвы хлоридами четырех сельскохозяйственных растений — южной конопли и яровой пшеницы, отличающихся весьма интенсивным первоначальным ростом, и кенафа и люцерны синей, отличающихся весьма замедленным ростом на ранних фазах развития. Опыт проводился на незасоленной лугово-болотной почве из-под Ташкента.

Засоление создавалось внесением в почву при набивке сосудов раствора хлористого натрия. Через 17 дней после появления всходов были взяты образцы растений для определения содержания в них хлора. К этому сроку конопля и пшеница находились в состоянии интенсивного роста, между тем как кенаф

Таблица 6

Содержание хлора в растениях

Содержание хлор-иона в почвенном растворе	Содержание хлора в растениях (в % на сухое вещество)			
	конопля	пшеница	кенаф	люцерна
Следы (исходная почва)	0.16	0.23	0.21	0.11
0.150 норм. (6 м-экв. NaCl на 100 г почвы)	1.25	1.44	3.73	4.80

и люцерна все еще находились в состоянии проростков (даже при отсутствии засоления). В этом возрасте значительных различий в состоянии растений на незасоленной и засоленной почвах еще не наблюдалось. Анализ обнаружил в растениях следующее содержание хлора (табл. 6).

Как видно из таблицы, разница в накоплении хлора этими двумя группами растений громадна. Соответственно этой разнице в содержании хлора, кенаф и люцерна при взятой в опыте степени засоления вскоре же практически погибли, между тем как пшеница и конопля дали некоторый, хотя и сильно пониженный урожай (соответственно 20 и 32% от урожая на незасоленной почве).

Отмеченные различия в солестойкости перечисленных растений рельефно выявились и в других опытах на той же почве при промежуточных концентрациях хлористого натрия. Так, в опыте с коноплей и кенафом, взята была концентрация хлористого натрия в 0.1 норм. (4 м-экв. на 100 г почвы); воздушно-сухой вес растений приведен в табл. 7.

Таблица 7

Сравнительная солестойкость конопли и кенафа

	Урожай			
	конопли		кенафа	
	в г на сосуд	в % от контроля	в г на сосуд	в % от контроля
Без засоления (контроль)	53.7	100	96.7	100
С засолением	43.5	81	35.1	36

В опыте с пшеницей и люцерной взята была концентрация NaCl 0.075 норм. (3 м-экв. на 100 г почвы).

Воздушно-сухой вес этих растений приводится в табл. 8.

Таблица 8

Сравнительная солестойкость пшеницы и люцерны

	Урожай				
	пшеницы			люцерны	
	в г на сосуд		в % от контроля общ. массы	в г на сосуд	в % от контроля
	зерна	общ. мас.			
Без засоления (контроль)	16.8	40.9	100	22.2	100
С засолением	13.0	29.6	72	11.6	55

Таблица 9

Сравнительная солестойкость ячменя и проса

	Урожай			
	ячменя		проса	
	в г на сосуд	в % от контроля	в г на сосуд	в % от контроля
Без засоления (контроль)	36.2	100	36.8	100
NaCl 3 м-экв. на 100 г почвы	36.8	102	13.6	37
NaCl 4.5 м-экв. на 100 г почвы	34.6	96	3.1	9
NaCl 6.0 м-экв. на 100 г почвы	23.1	64	0	0

Наконец, это положение особенно рельефно выявилось в опыте с ячменем (сорт Винер 01163) и просом (сорт Саратовское раннее) — двумя представителями злаков, резко различающимися по интенсивности своего первоначального роста (быстрый первоначальный рост у ячменя и сильно замедленный у проса).

Опыт проводился на супесчаной огородной почве, богатой органическим веществом и имеющей нейтральную реакцию. Воздушно-сухой вес растений в этом опыте приведен в табл. 9.

Все эти факты пониженной солестойкости у растений с замедленным первоначальным ростом вряд ли являются случайными. Нам представляется, что они теснейшим образом связаны с трактуемым нами вопросом о роли транспирационного тока в поглощении растениями солей при повышенной концентрации их во внешней среде.[1]

Приведенные данные представляют особый интерес для люцерны, которая во взрослом состоянии характеризуется сравнительно высокой солестойкостью, а в раннем возрасте уступает, как мы видели, даже такой культуре, как пшеница. Между тем, густота травостоя и общая жизнеспособность люцерны решаются именно условиями развития растений в первый год после посева.

Так как снижение поступления хлора в растения путем снижения их водоснабжения, как мы увидим ниже, не только не ослабляет, но даже усугубляет вредное действие хлоридов на растения, то решение этой задачи должно итти по линии других методов, позволяющих снизить интенсивность транспирации растений без снижения условий их водоснабжения. В случае люцерны одним из перспективных путей в этом направлении может явиться посев ее на засоленных почвах совместно с быстро развивающимся и рано убираемым с поля покровным растением. Таким растением может, например, явиться райграс вестервольский, рано созревающий, солестойкий однолетний злак, рекомендуемый Орловским (1941) как покровное растение для травосмесей в условиях Западной Сибири.[2] Значительный интерес могли бы представить также различные методы предпосевной обработки семян, направленные к снижению интенсивности транспирации молодых растений (возможно, что в этом отношении окажется полезным метод предпосевной обработки семян по Генкелю).

О том, что снижение транспирации без ухудшения условий водоснабжения действительно может явиться фактором повышения солестойкости растений, можно получить представление из следующего опыта, явившегося дополнительным к изложенному выше опыту с просом. Наряду с опытами с растениями в сосудах, находившихся в условиях сравнительно низкой влажности воздуха, способствующей высокой транспирации у опытных растений, мы провели также параллельные опыты с растениями, находившимися в сосудах, которые на период замедленного роста проса от 30 мая (массовое появление всходов) до 16 июня, т. е. на 17-й день, помещались в просторную застекленную камеру в атмосферу, насыщенную водяными парами. После этого периода и до уборки (30 августа) растения той и другой серии нахо-

[1] Необходимо подчеркнуть, что речь идет здесь о растениях, не обладающих способностью переносить без вреда для своего роста и развития накопление значительных количеств солей в своих тканях. Как известно, к растениям иного типа, помимо типичных галофитов, относятся и некоторые наши культурные растения, например свекла, возможно, как это следует из данных Новикова (1943), в известной степени и хлопчатник, а также некоторые другие растения. Для таких растений указанная зависимость солестойкости от интенсивности их первоначального роста может и не иметь места. С другой стороны, некоторые растения, отличающиеся весьма интенсивным первоначальным ростом, могут, вместе с тем, отличаться низкой солестойкостью, благодаря специфической высокой чувствительности их к тем или иным ионам (например, ярко выраженные кальциефобы и т. д.).

[2] Впрочем, на слабозасоленных почвах, а также на сильнозасоленных после их промывки, в качестве покровного растения могут быть с успехом применены и обычные наши хлебные злаки — ячмень и пшеница, солестойкость которых, как мы видели, значительно превосходит солестойкость люцерны первого года жизни.

дились в одинаковых условиях на открытом воздухе в вегетационном домике. Результаты опыта видны из табл. 10.

Таблица 10

Влияние интенсивности транспирации на солестойкость проса

	Воздушно-сухой вес растений			
	при высокой транспирации в период замедленного роста		при низкой транспирации в период замедленного роста	
	в г на сосуд	в % от контроля	в г на сосуд	в % от контроля
Без засоления (контроль)	36.8	100	43.9	100
NaCl 3 м-экв. на 100 г почвы	13.6	37	19.5	45
NaCl 4.5 м-экв. на 100 г почвы	3.1	9	10.7	24

Хотя 17-дневное пребывание молодых проростков во влажной камере сказалось положительно на конечном урожае и в случае контрольных растений (незасоленная почва), однако на фоне засоленной почвы этот эффект был несравнимо выше (прибавка на 19% в вариантах без засоления и на 245% в вариантах с 4.5 м-экв. NaCl).

Наличие теснейшей взаимосвязи между поступлением в растение воды и минеральных солей при повышенной концентрации последних в почвенном растворе ставит особые задачи перед практикой орошения сельскохозяйственных культур на засоленных почвах. Специфичность этих задач определяется двумя положениями: 1) обильное снабжение растений водой в условиях усиленной транспирации означает одновременно и обильное снабжение их солями из почвенного раствора и 2) отрицательное действие накопления хлориона в тканях сказывается значительно сильнее в том случае, когда оно сочетается с низкой обеспеченностью растений водою.

Последнее положение наглядно иллюстрируется результатами опыта № 1, приведенного выше. Хотя содержание хлора в листьях было при первой степени засоления на фоне обильного водоснабжения почти в $1^1/_2$ раза выше, чем при удвоенной концентрации солей в почвенном растворе на фоне низкого водоснабжения, тем не менее в первом случае растения дали урожай, мало отличный от урожая на незасоленной почве, а во втором случае почти полностью погибли.

Анализ причин этого явления привел нас к выводу (Ратнер, 1941), что решающим фактором является здесь одинаковый характер воздействия водного голодания растений и накопления в них хлора на ферментный аппарат клетки. Под влиянием и того и другого фактора сильно подавляется синтезирующее действие ферментного аппарата клетки при резком усилении его гидролизирующего действия, что, в конечном итоге, ведет к подавлению процессов роста. В отношении хлоридов резкое повышение гидролизирующего действия амилазы было в последнее время убедительно показано в обстоятельных работах Баславской (1940, 1943).

Об этом же можно получить некоторое представление из следующих данных, показывающих изменение соотношения между моно- и дисахаридами в листьях кенафа под влиянием засоления почвы хлористым натрием. Действие засоления хлористым натрием изучалось на фоне действия разных форм азота. Для анализа взяты были листья 17-дневных растений (табл. 11).

Как видно из таблицы, на фоне снижения общего содержания сахаров в листьях под влиянием засоления, во всех случаях отмечается заметное

повышение содержания моносахаридов при значительном снижении содержания дисахаридов. Этим обстоятельством иллюстрируется изменение направленности действия ферментного аппарата растений (в данном случае сахаразы) в сторону гидролиза.

Таблица 11

Содержание сахаров в листьях кенафа (в % на абсолютно-сухое вещество)

	Сумма сахаров			Моносахариды			Дисахариды			Отношение моно- к дисахаридам		
	$Ca(NO_3)_2$	$(NH_4)_2SO_4$	NH_4NO_3	$Ca(NO_3)_2$	$(NH_4)_2SO_4$	NH_4NO_3	$Ca(NO_3)_2$	$(NH_4)_2SO_4$	NH_4NO_3	$Ca(NO_3)_2$	$(NH_4)_2SO_4$	NH_4NO_3
Без засоления . .	8.92	9.96	9.91	3.80	4.06	3.39	5.12	5.90	6.52	0.74	0.69	0.52
Засоление NaCl[1] .	7.98	8.11	8.61	4.21	4.50	5.37	3.77	3.61	3.24	1.12	1.25	1.66

При сочетании же водного голодания растений и высокого содержания в нем хлора, указанное изменение в направленности действия ферментного аппарата клетки находит особенно резкое выражение (табл. 12).

Для анализа взяты были листья растений 17-дневного возраста (смешанные образцы двух степеней засоления — 0.075 и 0.150 норм. из опыта № 1).

Таблица 12

Содержание сахаров в листьях кенафа (в % на абсолютно-сухое вещество) [2]

	Сумма сахаров		Моносахариды		Дисахариды		Отношение моно- к дисахаридам	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Без засоления . .	9.91	9.75	3.39	5.55	6.52	4.20	0.52	1.32
Засоление NaCl .	8.61	5.90	5.37	4.85	3.24	1.05	1.66	4.62

Как видно из таблицы, оба признака (снижение общего содержания сахаров и повышение отношения моносахаридов к дисахаридам), характеризующие действие засоления почвы на содержание сахаров в листьях, находят особенно резкое выражение при сочетании засоления почвы с низкой обеспеченностью растений водой.

В заключение сформулируем кратко основные выводы, к которым мы пришли.

1. Вопрос об участии транспирационного тока в поглощении минеральных веществ растением из внешней среды не имеет однозначного решения. В зависимости от физиологического состояния растения, в первую очередь степени насыщенности его живых тканей минеральными веществами, это участие может быть и ничтожным и может играть роль решающего фактора.

---

[1] Для анализа взяты были смешанные образцы листьев растений, выросших при двух степенях засоления — 0.075 и 0.150 норм.

[2] I — растения, выращенные при влажности почвы в 70% от полной влагоемкости; II — то же при влажности 35% от полной влагоемкости.

Чем выше насыщенность живых тканей минеральными веществами, тем выше роль транспирационного тока в дальнейшем поглощении этих веществ растением. Объяснение этим фактам может быть дано, исходя из допущения возможности движения минеральных веществ из корней в надземные органы по флоэме при низкой насыщенности живых тканей минеральными веществами и по ксилеме с жидкостью транспирационного тока при высокой насыщенности тканей этими веществами.

2. В практических условиях участие транспирационного тока в поглощении минеральных веществ растением имеет исключительное значение на засоленных почвах. Объяснение этому лежит в том, что при повышенных концентрациях солей в растворе быстро достигается значительное насыщение живых проводящих тканей растения минеральными веществами, вследствие чего для дальнейшего их поглощения растением интенсивность транспирации выступает в роли решающего фактора. Наконец, при переходе концентрации солей в растворе выше порога токсичности, роль транспирационного тока усиливается еще и потому, что под влиянием токсического действия высоких концентраций солей корневая система теряет свою регулирующую роль в отношении поглощения растением минеральных веществ, в результате чего последние пассивно увлекаются вместе с поступающей в растения влагой. Это может, однако, иметь место (как более или менее длительное явление) лишь при гибельных для растений концентрациях.

3. Вредное влияние накопления хлор-ионов в растительных тканях сказывается значительно сильнее в том случае, когда оно сочетается с водным голоданием растений. В основе этого явления лежит одинаковая направленность во влиянии водного голодания растений и повышенного содержания в них хлора на ферментную систему растений. Под влиянием и того и другого фактора, а особенно резко при их сочетании, усиливается гидролизирующее действие ферментного аппарата растительной клетки и подавляется его синтезирующее действие, что в конечном итоге ведет к подавлению процессов роста растений.

4. Для практики орошения сельскохозяйственных растений на засоленных почвах из всего сказанного вытекают следующие выводы:

а) обильное снабжение растений водой на засоленных почвах влечет за собой одновременно и обильное снабжение их растворимыми солями;

б) при значительном накоплении хлор-иона в листьях в результате предшествующего обильного водоснабжения, последующее водное голодание растений, в особенности доведение их до некоторого, хотя бы и кратковременного увядания, может привести на засоленных хлоридами почвах к значительно более губительным последствиям, чем на незасоленных почвах;

в) снижение интенсивности транспирации без снижения насыщенности тканей водой должно явиться фактором повышения солестойкости растений.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
15 VI 1945

ЛИТЕРАТУРА

Аладонин Н. С. Подкормка растений. Сельхозгиз, М., 1939; Тр. Зонального института зерн. хоз. районов нечерноземной полосы, 11, 1941.
Баславская С. С. Уч. зап. МГУ, Ботаника, 36, 40, 1940; Биохимия, 8, 4, 1943.
Гдобин П. Д. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 67, 3, 1939.
Кэртис Ф. Передвижение растворенных веществ в растениях. Перевод с англ. Сельхозгиз, 1937.
Новиков В. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 6, 1943.
Овечкин О. и Бурьян В. Збірник праць з агрофизиології, 2, 1936.
Орловский Н. В. Засоленные почвы в Западной Сибири. Основные приемы их освоения. Новосибирск, 1941.

Ратнер Е. И. Тезисы докладов на научной конференции по изучению производительных сил Нижнего Поволжья. Саратов, 3. 20. 1941; ДАН, **43**. 3, 1944a; ДАН. **44**, 1, 1944b.
Сабинин Л. А. Бюлл. Отд. земл. Гос. Инст. опытн. агр., 15, 1928; Минеральное питание растений, 1940.
Brooks S. C. Transact. Farad. Soc., London., **33**, 8, 1937; J. Cellul. and Comp. Physiol., **14**, 3, 3, 1939.
McCalla T. M. J. Bacter., **40**, 1, 33, 1940.
Freeland R. O. Amer. J. Bot., **24**, 373, 1937.
Gustafson F. G. and Darken M. Amer. J. Bot., **24**, 615, 1937.
Hasselbring H. Botan. Gaz., **57**, 257, 1914.
Hoagland D. K. J. Agricultur. Res., **18**, 1919; Soil Sci., **16**, 225, 1923.
Hoagland D. K. and Broyer T. C. Plant Physiol., **11**, 3, 471, 1936.
Huber B. Ber. d. Deutsch, bot. Gesel., **54**. 270, 1936.
Jenny H. and Overstreet R. J. Phys. Chem., 9, 1939.
Kieselbach T. A. Nebraska Agr. Exp. Stat. Res. Bull., **6**, 170, 1916.
Mason T. C. and Phillis E. Ann. of Bot., **4**, 16; 765, 1940.
Mendiola N. B. Phillipine J. Sci., **20**, 639, 1922.
Muenscher W. C. Amer. J. Bot., **9**, 311, 1922.
Phillis E. and Mason T. G. Ann. of Bot., **4**, 16, 773, 1940a; Ann. of Bot., **4**, 15, 645, 1940b.
Prevot P. and Steward F. C. Plant Physiol., **11**, 509, 1936.
Schmidt O. Ztschr. f. Botanik, **30**, 289, 1936.
Wright K. E. Plant Physiol., **14**, 1, 171, 1939.

E. I. RATNER. ON THE RÔLE OF TRANSPIRATION IN THE ABSORPTION OF MINERAL SUBSTANCES BY THE PLANTS IN CONNECTION WITH THEIR CULTURE ON THE ALKALI SOILS

SUMMARY

The experimental material submitted is aiming to throw light on the interrelation between the absorption of water and mineral substances by the plant and on its significance for the culture of the latter on the alkali soils it leads the author to the following conclusions.

1. The question of the rôle of the transpiration current in the process of absorption of mineral substances by the plant out of the external medium has no uniform solution.

Depending on the physiological condition of the plant and in the first place on the degree of saturation of its live tissues with mineral substances, the rôle of the transpiration current may be either insignificant or on the contrary — decisive. The higher the saturation of plant tissues with mineral substances, the greater is the part of the transpiration current in the subsequent absorption of these substances by the plant.

Explanation of these factors may be based on the asumption that possibly, in case of a low saturation of the live plant tissues with mineral substances, the flow of the latter proceeds from the roots to the super-soil organs up the phloem and in the reverse case up the xylem, i. e. together with the solution of the transpiration current.

2. The rôle of the transpiration current in the absorption of mineral substances by the plant is of a most exceptional importance on the alkali soils. Under conditions of high concentration of mineral salts in the soil solution, considerable saturation with these substances of the live conducting tissues of the plant is rapidly reached. Consequently their subsequent absorption requires intensive transpiration, and so the latter becomes a conclusive factor in this process.

When the concentration of salts in the solution is higher than the toxicity threshold, the rôle of the transpiration current becomes more important still and the more so, because under the toxic action of high concentrations of salts the root system looses its regulative capacity and mineral substances are passively transported together with the water absorbed by the plant.

3. Harmful accumulation of the chlorine ions in the plant tissues has a much stronger effect when combined with the water deficiency. This phenomenon is based on a similarly directed influence on the enzymatic system of the plant of the water deficiency on the one hand, and of the excess content of chlorine — on the other. Under the influence of both factors, particularly if combined, the hydrolysing action of the enzymatic apparatus is increased, while the synthetizing one is inhibited; this state of things ultimately leads to the inhibition of the growth of the plant.

The following conclusion may be drawn with reference to the irrigation practice on the alkali soils.

a. Abundant water supply of plants cultivated on the alkali soils leads at the same time to an abundant supply of soluble salts.

b. Under conditions of considerable accumulation of the chlorine ion in the plant leaves, resulting from a previous abundant water supply of the plant, the subsequent water deficiency, especially in the degree calling forth their wilting, however temporary it may be, may lead them to considerably more disastrous results on the alkali soils, as compared to the non-alkali ones.

c. Decrease of the transpiration intensity resulting in a higher water content of plant tissues should be a factor favouring the salt resistance of the plant.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1945 Classe des sciences biologiques

А. А. ПРОКОФЬЕВ

ПРИВИВКИ КАК МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ СИНТЕЗА КАУЧУКА В РАСТЕНИЯХ

(*Представлено академиком* Л. А. Орбели)

Несмотря на исключительное значение каучука в жизни современного общества, вопросы синтеза каучука растительным организмом изучены совершенно недостаточно. В частности, слабо освещены в литературе такие основные вопросы, как локализация процесса синтеза каучука в растении, связь между фотосинтезом и образованием каучука, возможность перемещения каучука по растению и т. п. В значительной степени подобное положение обусловливается сложностью самой проблемы, а также отсутствием специальных методов исследования, позволяющих глубже заглянуть в синтетическую деятельность растительного организма. Ряд лет назад (Прокофьев, 1937, 1939) нами были высказаны некоторые соображения о месте синтеза каучука и характере связи этого процесса с фотосинтетической деятельностью растения. Однако, в значительной своей части эти соображения основывались на косвенных доказательствах. Для получения прямых доказательств нужны были принципиально иные методы. Одним из таких методов и является, с нашей точки зрения, метод прививок, открывающий новые возможности в изучении вопросов синтеза каучука в растении, физиологии млечных систем и т. д. [1]

Методика прививок

Уже первые опыты прививок показали нам, что срастание тканей взрослых растений происходит значительно медленнее и хуже, чем у молодых сеянцев. В частности, прививки между 2-летними растениями каучуконосных и некаучуконосных одуванчиков, как правило, погибали, и только немногие из них давали в дальнейшем нормальные растения. Совершенно иные результаты давали прививки молодых (2—3-месячных растений).

Техника прививок заключалась в следующем. У выкопанных растений немедленно отрезалась надземная масса несколько ниже корневой шейки. Корни тщательно промывались водой. Если производство прививок по каким-либо причинам задерживалось, корни хранились во влажной тряпке или погружались на половину длины в воду. Подвяливание корней до прививки нежелательно, так как влечет за собой худшее срастание и больший отход привитых растений. Поэтому, копку растений лучше производить непосредственно перед прививкой. В зависимости от поставленных задач, корни разрезаются на части разной длины. В наших опытах весьма удобными оказались отрезки корней в 3—4 см. Для производства прививок наиболее подходящими являются отрезки корней, имеющие диаметр 4—6 мм. Нарезанные куски корней укладываются в чашки Петри (или плоские кюветы), дно которых покрыто слоем увлажненной ваты или мокрой тряпкой. Так как соблюдение полярности имеет большое значение, то для получения полноценных прививок необходимо при укладке отрезков в чашку Петри ориентировать последние определенным образом (например верхними концами в одну сторону). Для производства прививки подбираются примерно одинаковые по толщине отрезки корней (например кок-сагыза и крым-сагыза). В зависимости от характера предполагаемых

[1] Краткие сообщения о методе и некоторые результаты, полученные путем его применения, опубликованы нами ранее (Прокофьев, 1941a и 1941b.)

в дальнейшем исследований, техника прививки несколько меняется. Нами были использованы следующие приемы:

а) Каждый из подобранной пары кусочков корней разрезался острой бритвой („жиллет") наискось так, как это показано на рис. 1. Срезы делались таким образом, чтобы поверхности разрезов хорошо совпадали друг с другом. Нижние части косо срезанных отрезков используются в качестве подвоев, а верхние части — в качестве привоев. Приложенные отрезки (привой и подвой) закреплялись волокнами рафии, льна или мочалы. Обвязывание волокнами является ответственной операцией, нередко определяющей успех или неудачу прививки. Срезанные поверхности должны быть плотно прижаты друг к другу до момента срастания. Слабое перевязывание кусочков вызывает их расхождение и, как следствие этого,

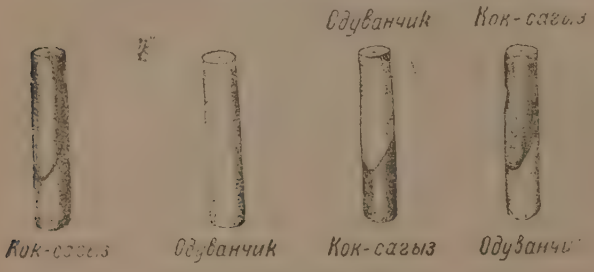


Рис. 1. Прививка корневыми черенками. (Объяснение в тексте).

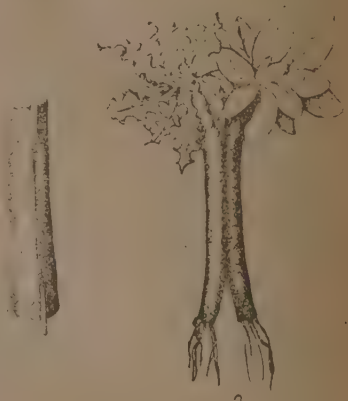


Рис. 2. Прививка корневыми черенками. *1* — прививка, подготовленная в обвязке; *2* — укоренившаяся прививка. Дальнейшие объяснения — в тексте.

плохое срастание и появление в обнаженных местах срезов розеток листьев. Наложение слишком тугой повязки сильно травматизирует ткани прививки, и последняя нередко в результате этого погибает. Поэтому наложенная повязка должна быть достаточно, но не чрезмерно тугой.[1]

б) Отобранные кусочки корней разрезаются вдоль, причем срез должен пройти по возможности строго по середине корня так, чтобы в каждой половине отрезка сохранились элементы камбия и древесины. Половинки компонентов прививки прикладываются плотно друг к другу и обвязываются. Предварительно в верхнюю и нижнюю части такой прививки вставляются полоски пергаментной бумаги (рис. 2). Бумага препятствует срастанию концов кусочков и позволяет получить прививку, у которой легко отличимы побеги и корни каждого из компонентов.

Полученные тем или иным способом прививки высаживаются затем в горшок с песком, который регулярно увлажняется. Высадка в песок производится так, чтобы верхний конец прививки приходился на уровне поверхности песка или немного возвышался над песком. При высокой влажности воздуха достаточно поливать горшки с прививками раз в сутки. В сухом помещении полезно прикрывать горшки стеклами, оставляя небольшую щель для газообмена. Первые 5—7 суток после высадки прививки могут находиться в темноте. В дальнейшем, после образования каллюса и отрастания побегов, необходимо перенести прививки на рассеянный свет. Наиболее подходящей температурой является 15—18° С.

Обычно уже на 5—6-е сутки после прививки у привоя и подвоя образуется каллюс, а через 8—10 суток — отчетливо различимые побеги на верхней поверхности привоя. Примерно в тот же срок или несколько позднее появляются молодые корешки на нижней поверхности или сбоку подвоя. После отрастания розетки прививки выкапываются и просматриваются с целью отбора полноценных экземпляров. Браковке подлежат прививки, не образовавшие корней, плохо сросшиеся, давшие листья из подвоя и т. п. Следует отметить, что в случае прививок внутри рода одуванчиков (*Taraxacum*) почти все 100% привитых растений дают прекрасное срастание. Отобранные прививки высаживаются в бумажные стаканчики или небольшие глиняные горшки, наполненные плодородной и легкой почвой (смесь перегноя, дерновой земли, торфа и песка). В стаканчиках (горшках) прививки выдерживаются еще примерно около месяца, после чего с комом земли пересаживаются на полевой участок. К этому времени растения обычно имеют хорошие розетки и корни (рис. 3). В большинстве случаев срастание тканей в местах прививки идет настолько совершенно, что только при внимательном осмотре корня удается установить границы привоя и подвоя.

[1] Трудно указать какой-либо объективный критерий необходимой плотности повязки. Последняя достигается практически при производстве прививок.

Нередко это можно сделать только на основании различной окраски пробковых тканей компонентов прививки.

Высаженные в грунт растения быстро оправляются и в дальнейшем развиваются совершенно нормально. При высеве семян рано весной в теплице (начало — половина марта), прививки можно производить уже в конце мая — начале июня. В этом случае прививки к осени дают достаточно мощные растения с хорошо развитой надземной массой. Многие из них цветут и плодоносят. Собранные с прививок семена являются вполне доброкачественными и обладающими нормальной всхожестью. При более поздних сроках прививки (июль—август), растения успевают сформировать только вегетативную массу. Цветение и плодоношение наблюдаются у них лишь на второй год.

Рис. 3. Общий вид типичных прививок. *1* — кок-сагыз (привой), одуванчик (подвой); *2* — одуванчик (привой), кок сагыз (подвой).

Анатомический анализ прививок показывает, что примененная методика обеспечивает исключительно хорошее срастание привоя и подвоя (рис. 4). Во многих случаях в местах срастания отсутствуют раневые гумми, отложение которых столь характерно для травматизированных тканей. Микроскопические наблюдения показали также, что, начиная с осени первого года вегетации и особенно во втором году, камбиальный слой привоя и подвоя ведет себя, как единое целое и отлагаемые им ткани не имеют каких-либо отклонений по сравнению с участками, не подвергавшимися операции. Как известно, у всех одуванчиков, начиная со второго года вегетации, отмирает полностью (кок-сагыз) или частично (крым-сагыз и некаучуконосные одуванчики) кора предыдущего года вегетации, образуя так называемый „чехол" (Руденская, 1936; Блохинцева, 1940). В дальнейшем, под влиянием почвенной микрофлоры, чехол разрушается и обычно к концу вегетационного периода полностью исчезает. У прививок после разрушения чехла, т. е. после распада тканей коры, поврежденных при прививке, теряются почти все следы нанесенной растениям травмы. Только при внимательном микроскопическом просмотре можно по участкам поврежденной при прививке древесины отыскать место прививки. Наружный же осмотр привитого растения может не дать никаких указаний на то, что в данном случае имела место прививка. Такой же совершенный контакт возникает и между млечными системами привоя и подвоя. Интересно отметить, что развитие млечной системы не одинаково в участках разноименных привоев и подвоев. Как видно из рис. 4, слабо развитые в корне одуванчика млечные трубки смещаются на „территории" корня кок-сагыза мощной млечной системой, характерной для этого каучуконоса. Помимо анатомических картин, свидетельствующих об установлении полного контакта млечных систем привоя и подвоя, целостность млечной

системы прививки может быть доказана и другими путями. Просмотр различных комбинаций прививок внутри рода одуванчиков показал, что в том случае, если подвоем является одуванчик, каучуконосные привои (кок-сагыз, крым-сагыз) не дают собственных корней. Наоборот, если прививка получена комбинацией одуванчика (привой) и кок-сагыза или крым-сагыза, взятых в качестве подвоев, привой (одуванчик) нередко дает собственные корни. [1] Подобное растение, полученное прививкой одуванчика на крым-сагыз, и было нами использовано для доказательства наличия контакта между млечными системами привоя и подвоя. Прививка была сделана 23 VII 1942, 19 VII 1943 растение было выкопано из почвы и высажено в горшок с песком. Наряду с двумя мощными корнями крым-сагыза прививка имела один корень одуванчика, резко отличавшийся цветом и формой от корней крым-сагыза (рис. 5). При посадке растения в горшок, конец корня одуванчика был обнажен и прикрыт стеклянным колпачком для защиты от подсыхания. Высаженное в песок растение обильно поливалось. Горшок прикрывался стеклянным колпаком. Через 2 суток после пересадки была произведена подсочка обнаженного корня одуванчика. Выделяющийся млечный сок исследовался микроскопически. В дальнейшем подсочка была произведена еще 7 раз. Перерывы между подсочками составляли 1—2 суток. В течение всего времени подсочки и долгое время после нее растение имело совершенно нормальный вид. [2] В момент выкопки из грунта (19 VII) прививки находилась в состоянии покоя и имела подсохшую надземную массу. После недельного пребывания во влажном песке началось отрастание новых листьев розетки.

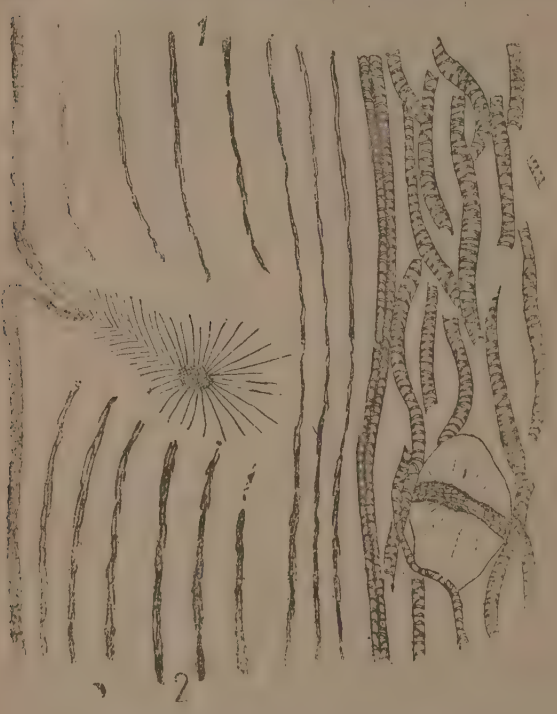


Рис. 4. Продольный разрез через место срастания прививки кок-сагыз — одуванчик. *1* — одуванчик; *2* — кок-сагыз. Видно образование новых, общих для обеих компонентов тканей (млечные трубки, древесина).

Микроскопический просмотр млечного сока, выделяющегося при подсочках, показал следующее: при первой подсочке млечный сок содержал исключительно шарообразные глобулы, характерные для одуванчика; начиная со второй подсочки, среди глобул одуванчика в млечном соке начинают встречаться „палочки", характерные для млечного сока крым-сагыза. С числом подсочек возрастало и число крым-сагызных глобул. Млечный сок, выделившийся при 7-й подсочке (на 11-е сутки после начала подсочки), содержал

[1] „Одуванчиком" для краткости мы обозначаем различные виды малокаучуконосных одуванчиков (*Taraxacum brevicorniculatum, T. microspermum, T. vulgare, T. bessarabicum* и, в первую, очередь, *T. officinale*).

[2] Опыт был прекращен 30 VIII в связи с реэвакуацией института в Москву. В этот момент растение имело достаточно мощную розетку листьев и продолжало выделять млечный сок при повреждении.

почти исключительно каучуковые глобулы крым-сагыза (рис. 5). Совершенно изменился и вид наплывов, образующихся при подсочке на поверхности среза корня одуванчика. Первые подсочки давали ничтожную, почти совершенно лишенную упругости мазеобразную пленку. Подобные пленки получаются при коагуляции млечного сока одуванчика. Последние подсочки, наоборот, давали плотную упругую пленку, характерную для коагулята

Рис. 5. Прививка: привой — одуванчик, подвой — крым-сагыз. *1* — корень одуванчика; *2* — корень крым-сагыза; *a*, *b*, *c*, *d* — микроскопические картины латекса, полученного после подсочек: *a* — второй, *b* — четвертой, *c* — шестой, *d* — седьмой. (Подробности в тексте).

млечного сока крым-сагыза. Таким образом, удается „промыть" млечную систему одуванчика млечным соком крым-сагыза, что безусловно доказывает наличие непосредственного контакта между млечными системами компонентов прививки.

Применение метода

Метод прививок может быть использован для решения самых разнообразных вопросов. Приведенные нами ниже примеры показывают лишь известный диапазон применения метода, ни в какой мере не исчерпывая всех заложенных в нем возможностей.

а) Решение вопроса о передвижении млечного сока по растению

Как известно, каучук, находящийся в млечном соке многих растений, имеет вид определенных образований — глобул. Форма и величина каучуковых глобул меняется с возрастом млечной трубки. Однако для взрослой млечной трубки, а тем самым и для взрослого растения, форма и величина каучуковых глобул весьма определенны и характерны. Так, например, глобулы тау-сагыза булавообразны, их длина достигает 10—12 μ. У крым-сагыза каучуковые глобулы также имеют несферическую форму. Палочковидные глобулы крым-сагыза достигают 12—15 μ в длину. У кок-сагыза и малокаучуконосных одуванчиков глобулы шарообразны. Как показывает

рис. 6, определенные форма и величина глобул присущи всем органам растения. Указанные характерные для каждого из видов каучуконосов особенности глобул сохраняются при всех типах и способах культуры. Климатические и почвенные различия также не оказывают влияния на этот признак. Таким образом, форма и величина каучуковых глобул являются прекрасным показателем, позволяющим безошибочно определять происхождение млечного сока. Это положение и было нами использовано для решения вопроса о возможности передвижения млечного сока и каучука по млечным трубкам.

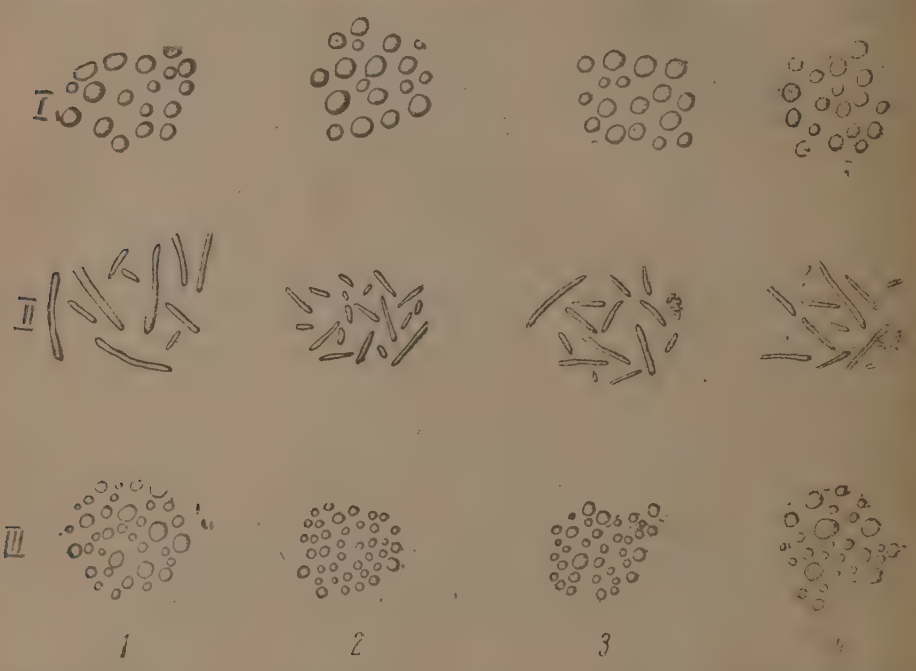


Рис. 6. Форма и размер каучуковых глобул млечного сока различных одуванчиков. *I* — одуванчик; *II* — крым-сатыз; *III* — кок-сатыз. *1* — корни, *2* — основание черешка, *3* — листовая пластинка, *4* — цветонос.

Различные одуванчики, путем прививки, комбинировались таким образом, чтобы подвойные и привойные части обладали резко отличающимися глобулами.[1]

Произведя микроскопические исследования млечного сока из различных частей прививок, можно судить о возможности передвижения глобул по млечным трубкам, а тем самым определять и способность млечного сока транспортироваться по растению.[2]

Несмотря на то, что между млечными системами подвоя и привоя устанавливается непосредственный контакт, не удалось констатировать какого-либо перемещения млечного сока из надземных частей в корни.

Так, например, в случае прививки крым-сатыза на кок-сатыз или одуванчик, глобулы, характерные для крым-сатыза (привой), никогда не спускались

[1] О прививках между различными видами *Scorzonera* см. нашу работу (Прокофьев, 1944b).

[2] Методика микроскопического исследования млечного сока была следующая: небольшое количество млечного сока, вытекающего из надрезанного органа смешивалось с водой; капля полученного, сильно разведенного млечного сока распределялась на предметном стекле очень тонким слоем; после подсыхания на воздухе при комнатной температуре, препарат рассматривался при увеличении около 1000 раз; зарисовка глобул производилась с помощью рисовального аппарата Аббе — Цейсса; размер глобул определялся окулярным микрометром.

в млечную систему кок-сагыза или одуванчика (подвой). Анализ обратных комбинаций прививок, в которых одуванчик или кок-сагыз служили привоем, а крым-сагыз подвоем, показал, что в первом году жизни прививки не происходит также перемещения млечного сока и в обратном направлении, т. е. из корней в наземную массу. Таким образом, в указанный момент жизни растения млечный сок является „стоячей жидкостью". Дальнейшие исследования латексов на втором году жизни прививок обнаружили возможность одностороннего перемещения латекса из подвоя в органы привоя. Подобное передвижение латекса, из корней в надземные органы, наблюдалось лишь во второй половине вегетационного периода (июль—август). В весенний период (в момент отрастания розеток и в фазу бутонизации) перемещение латекса не имело места. Только с наступлением сухого и жаркого периода, который в условиях южного Казахстана, где проводились эти работы, выражен особенно резко, было обнаружено передвижение каучуковых глобул из подвоя в привой. Так, например, у прививки, полученной из одуванчика (привой) и крым-сагыза (подвой), характерные палочкообразные глобулы крым-сагыза были обнаружены не только в конечной части привоя, но также в листьях и цветоносах. У многих экземпляров млечные соки листьев и цветоносов содержали весьма значительные количества глобул крым-сагыза. По нашему мнению, подобное передвижение млечного сока из корней в надземные части можно объяснить тем, что в связи с потерей листьями влаги происходит подток последней из корней. Повидимому, это перемещение жидкостей из корней в надземную часть захватывает и млечную систему, что и обусловливает некоторое передвижение млечного сока снизу вверх. Наоборот, какого-либо движения млечного сока из привоя в подвой не удалось обнаружить и во втором году жизни прививок, несмотря на то, что было исследовано около 100 растений. Таким образом, есть все основания утверждать, что млечная система не несет в растении транспортных функций и что перемещения млечного сока из листьев в корни не существует, вопреки утверждениям ряда исследователей (Новиков, 1933, 1934; Киселев, 1932, 1934).

б) Установление характера связи между фотосинтезом и образованием каучука

Ранее нами было показано (Прокофьев, 1944a, 1944b), что целые растения и изолированные корни тау-сагыза при культуре на углеводах (в стерильных условиях) накапливают каучук в млечниках, даже при условиях полного отсутствия света. Однако, установив возможность образования каучука при гетеротрофном питании тау-сагыза, мы не считали возможным распространить этот вывод и на автотрофно-питающиеся растения, тем более, что в этом случае роль отдельных органов растения в синтезе каучука могла быть иной, чем при гетеротрофном питании. Особенный интерес представляла работа листа, так как каучук, как углеродистое соединение, в какой-то мере должен быть связан с продуктами фотосинтеза. Можно было предполагать, что синтез каучука в млечной системе неассимилирующих органов осуществляется за счет превращений обычных, общих для всех растений ассимилятов (Прокофьев, 1934). Однако, в свою очередь, было высказано также предположение, что в листьях каучуконосов в процессе фотосинтеза образуются специфические предшественники каучука („протокаучук"), которые транспортируются в осевые органы, где и превращаются в каучук (Ничипорович, 1936, 1937). Для решения этого спорного вопроса метод прививок также оказался весьма удобным.

Можно было предполагать, что, сопоставляя результаты, получающиеся при различных комбинациях каучуконосных и практически некаучуконосных растений, удастся выяснить степень участия различных органов растений в образовании и накоплении каучука. Действительно, если у каучуконосов,

в процессе фотосинтеза, возникают специфические предшественники каучука, то, прививая, например, кок-сагыз на некаучуконосный одуванчик, следовало ожидать значительного увеличения каучуконосности последнего. Наоборот, в комбинации, где привоем является одуванчик, а подвоем кок-сагыз, надо было ждать резкого снижения каучуконосности корней подвоя, т. е. кок-сагыза. Подобные комбинации между каучуконосами и почти не содержащими каучука одуванчиками и были осуществлены нами в 1941 — 1942 гг. Всего было получено свыше 600 привитых растений следующих комбинаций:

Привой / *Подвой*: 1) кок-сагыз / одуванчик, 2) одуванчик / кок-сагыз, 3) кок-сагыз / кок-сагыз, 4) одуванчик / одуванчик, 5) крым-сагыз / одуванчик, 6) одуванчик / крым-сагыз, 7) крым-сагыз / крым-сагыз, 8) крым-сагыз / кок-сагыз, 9) кок-сагыз / крым-сагыз.

Комбинации 3, 4 и 7 являлись контролем, показывающим накопление каучука в корнях, снабжавшихся ассимилятами одноименного растения.

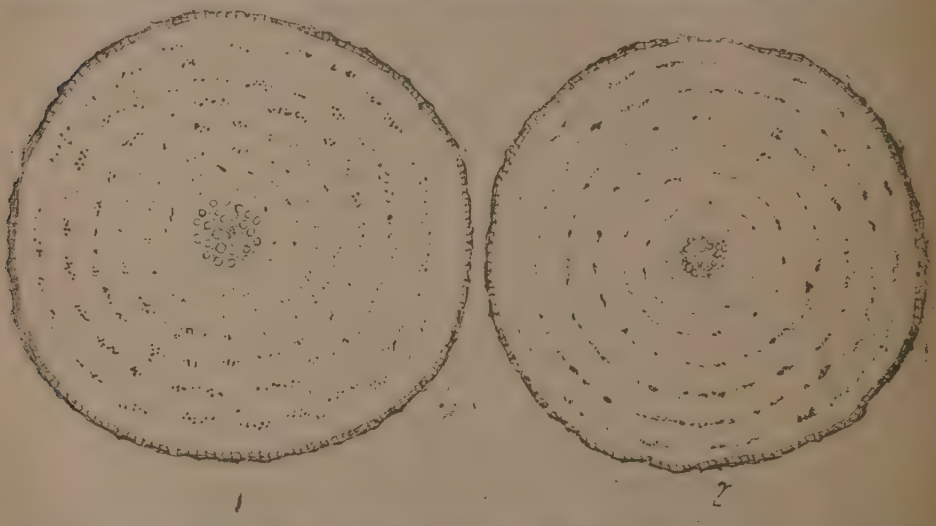


Рис. 7. Схема поперечного сечения молодых корней подвоев прививок. *1* — корень кок-сагыза (прививка: кок-сагыз — подвой, одуванчик — привой); *2* — корень одуванчика (прививка: одуванчик — подвой, кок-сагыз — привой).

Интересно отметить, что природа привоя не оказала влияния на морфологию корней подвоя. Так, например, у обыкновенного одуванчика, независимо от того, что являлось привоем (кок-сагыз, крым-сагыз или одуванчик), развивалась сильно разветвленная мочковатая корневая система, вообще свойственная этому растению. Наоборот, у крым-сагыза, имеющего обычно стержневой корень, такой характер корневой системы сохраняется и в прививках, несмотря на различную природу привоев. Общий габитус надземной массы привоев также сохраняется независимо от подвоев. Анатомический анализ возникающих корней подвоев показал, что присущая растению каучуконосность сохраняется, несмотря на различную природу привоев. Так, например, корни кок-сагыза, получавшие продукты фотосинтеза из листьев одуванчика, вполне нормально накапливали каучук. Корни одуванчика, получавшие ассимиляты из листьев кок-сагыза, несмотря на это, оставались малокаучуконосными (рис. 7). Такие же результаты были получены и при анализе комбинаций 5 и 6.

Далее следует отметить определенное взаимодействие между компонентами прививки. Так, например, каучуконосные привои (кок-сагыз, крым-сагыз)

растут более энергично на подвое одуванчика, чем на собственных корнях. Как правило, надземные массы кок-сагыза и крым-сагыза на подвое одуванчика были значительно больше, чем у тех же растений, привитых соответ-

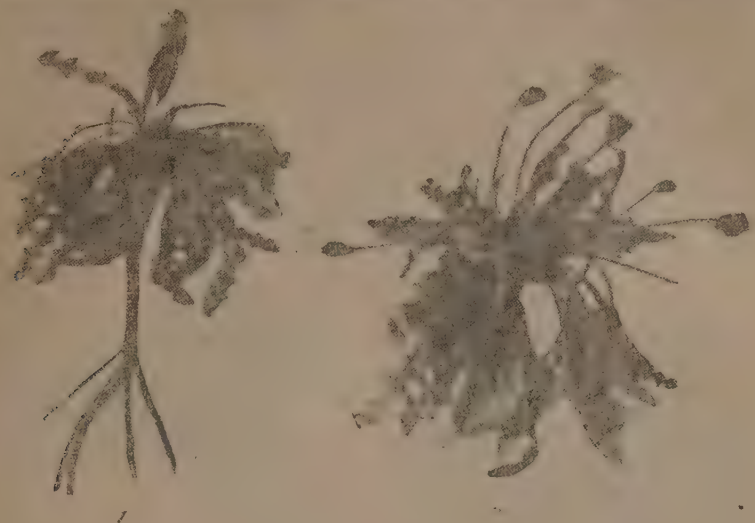


Рис. 8. *1* — прививка: привой — крым-сагыз, подвой — крым-сагыз; привито 23 VII 1942, уборка 5 VI 1943; *2* — прививка: привой — крым-сагыз, подвой — одуванчик; привито 22 VII 1943, уборка 5 VI 1943.

Рис. 9. *1* — прививка: привой — кок-сагыз, подвой — кок-сагыз; привито 22 VII 1942, уборка 5 VI 1943; *2* — прививка: привой — кок-сагыз, подвой — одуванчик; привито 21 VII 1942, уборка 5 VI 1943.

ственно на кок-сагыз или крым-сагыз. Развитие растений (наступление репродуктивной стадии) значительно ускоряется у каучуконосов, привитых на одуванчик. Так, например, в то время как крым-сагыз, привитый на крым-сагыз, только вегетирует, крым-сагыз на подвое одуванчика уже цветет и плодо-

носит (рис. 8). Обращает на себя внимание также значительное увеличение количества цветоносов в случае подобных прививок. Число цветоносов у крым-сагыза, привитого на одуванчик, достигало 60—70 против 20—30 цветоносов у крым-сагыза на одноименном подвое. Еще более яркую картину дает кок-сагыз, привитый на одуванчик (рис. 9). Количество цветоносов у прививок этой комбинации достигало 150—200, в то время как обычно у кок-сагыза редко бывает более 50—60 цветоносов.

Таким образом, некаучуконосный подвой (одуванчик) усиливает рост и развитие каучуконосного привоя. Обратное влияние оказывают каучуконосные подвои (кок-сагыз, крым-сагыз) на рост надземной массы одуванчика и его развитие. Во всех случаях прививок одуванчик, привитый на корнях кок-сагыза или крым-сагыза, развивал значительно меньшую надземную массу, чем на одноименном подвое (рис. 10).

Рис. 10. *1* — прививка: привой — одуванчик, подвой — одуванчик; привито 23 VII 1942, уборка 5 VI 1943; *2* — прививка: привой — одуванчик, подвой — кок-сагыз; привито 24 VII 1942, уборка 5 VI 1943.

Не менее значительно влияние, оказываемое привоем на рост корневой массы подвоя. Здесь наблюдается та же закономерность: каучуконосный привой слабляет рост некаучуконосного подвоя. Некаучуконосный привой (одуванчик) усиливает рост корней кок-сагыза или крым-сагыза, взятых в качестве подвоев (табл. 1).

Как видно из таблицы, наиболее каучуконосный и медленно растущий кок-сагыз, взятый в качестве привоя, обусловливает наименьшее нарастание корневой массы подвоев. Мало каучуконосный и быстро растущий одуванчик, наоборот, способствует накоплению у подвоев большей корневой массы.

Значительный интерес представляло определение каучуконосности подвоев различных прививок. Методика анализа заключалась в следующем: растения (в сроки указанные в табл. 1) выкапывались и после освобождения корней от земли надземная часть срезалась так, чтобы не повредить корневой шейки. Затем растения фиксировались паром в аппарате Коха в течение 15—20 минут. После фиксации отделялись бритвой все те корни, которые были образованы подвоем после прививки. Участки корней, служивших привоем и подвоем при прививке, не брались для анализа. Таким образом, анализу подвергались лишь те части корневой системы, которые развились за счет ассимилятов, доставляемых привоем. Сушка корней после фиксации производилась на тем-

ном, хорошо проветриваемом чердаке. Высушенные корни взвешивались. Наиболее типичные (по весу и общему габитусу) корни отбирались для анализа. Обычно для определения каучука и смол средняя проба составлялась из 20—40 прививок. Абсолютно сухой вес определялся высушиванием 1—2 г навески в сушильном шкафу при 105°. Определение количества каучука и смол производилось стандартным методом экстракции бензолом и ацетоном

Таблица 1

Накопление корневой массы прививками различных комбинаций

Прививка (привой/подвой)	Дата прививки (июль 1942 г.)	Дата уборки (август 1943 г.)	Состояние растений в момент уборки	Средний абсолютно сухой вес корней одного растения
Кок-сагыз / кок-сагыз	25	17	Слабо вегетируют, цветут, плодоносят. Большая часть листьев отмерла	4.84
Крым-сагыз / кок-сагыз	25	18	Слабо вегетируют или переходят в состояние покоя	5.44
Одуванчик / кок-сагыз	24	16	Большая часть растений вегетирует. Некоторые цветут и плодоносят	7.11
Крым-сагыз / крым-сагыз	24	13	Растения в покое. Надземная масса отмирает	7.86
Кок-сагыз / крым-сагыз	25	18	Растения слабо вегетируют. Некоторые перешли в состояние покоя	7.59
Одуванчик / крым-сагыз	22	9	Вегетируют, цветут, плодоносят	12.78
Одуванчик / одуванчик	22	12	Большинство растений вегетирует. Часть цветет и плодоносит. Надземная масса очень мощная	21.11
Кок-сагыз / одуванчик	21	14	Вегетируют, цветут и плодоносят. Надземная масса мощная	7.26
Крым-сагыз / одуванчик	22	10	Часть растений цветет и плодоносит. Остальные находятся в состоянии покоя после плодоношения или вегетируют	6.48

в Контрольно-аналитической лаборатории Института каучуконосов (Прокофьев, 1938). Результаты анализов сведены в табл. 2.

Как видно из таблицы, не только накопление каучука и смолы, но также и соотношение между этими продуктами остается в корнях подвоя сравнительно постоянным, независимо от природы привоя. Так, например, для корней кок-сагыза характерна высокая каучуконосность, в силу чего отношение каучук : смола у этого растения обычно колеблется в пределах 4—6 : 1. Величины подобного порядка (4.8—5.6) и получаются независимо от того, служил для кок-сагыза привоем одуванчик или сам кок-сагыз. Наоборот, корни одуванчика всегда содержат больше смолы, чем каучука, и отношение каучук : смола у данного растения меньше единицы.

Приведенные в таблице данные подтверждают, что, независимо от природы привоя (одуванчик, крым-сагыз или кок-сагыз), корни одуванчика,

являвшегося во всех этих комбинациях подвоем, остаются мало каучуконосными. Некоторое падение относительного содержания каучука в корнях каучуконосных подвоев, получавших ассимиляты от привоя одуванчика, может быть объяснено более мощным нарастанием корневой массы у прививок этих комбинаций. Обычно в случае укрупнения корня относительная каучуконосность несколько падает. Абсолютная же каучуконосность корней в указанных комбинациях выше, чем в одноименных прививках.

Таблица 2

Каучуконосность корней подвоев двухлетних прививок внутри рода одуванчиков

Прививки (привой / подвой); привиты 21—25 VII 1942, у раны 9—18 VIII 1943	Средний абс. сухой вес корней подвоя одного растения	% каучука (на абс. сухой вес корня)		Количество каучука в корнях подвоя (в мг)	% смолы (на абс. сухой вес корня)		Количество смолы в корнях подвоев (в мг)	Соотношение каучук / смола
Кок-сагыз / кок-сагыз	4.84	9.04 9.18	9.11	441	1.68 1.54	1.61	78	5.6
Одуванчик / кок-сагыз	7.11	7.48 6.70	7.09	504	1.48 1.49	1.48	105	4.8
Крым-сагыз / крым-сагыз	7.86	1.83 1.87	1.85	145	0.66 0.74	0.70	55	2.6
Одуванчик / крым-сагыз	12.78	1.67 1.36	1.51	191	0.60 1.03	0.81	104	1.8
Одуванчик / одуванчик	21.13	0.15 0.19	0.17	36	0.76 0.94	0.85	180	0.2
Кок-сагыз / одуванчик	7.26	0.57 0.81	0.69	50	1.07 1.11	1.09	79	0.6
Крым-сагыз / одуванчик	6.48	0.1 0.4	0.25	17	0.42 0.76	0.59	38	0.3

Указанные данные позволяют сомневаться в правильности гипотезы Ничипоровича о синтезе в листьях каучуконосов специфических предшественников каучука. Наоборот, более вероятным является предположение об отсутствии таких предшественников в листьях каучуконосов. Отсюда логически вытекает, что любая надземная масса должна обеспечивать образование каучука в корнях каучуконосных подвоев. Для проверки этого положения на корневые черенки кок-сагыза и крым-сагыза были привиты корневые черенки лопуха.[1] Точно так же, как и в случае других комбинаций, для прививки использовались молодые растения, специально выращенные для этой цели из семян. Следует отметить, что, в случае комбинации лопуха с крым-сагызом и особенно с кок-сагызом, срастание поверхностей разрезов и дальнейший рост прививок идут значительно хуже, чем в случае прививок внутри рода одуванчиков. Тем не менее, около 10% привитых растений удержалось на плантации до момента осенней копки. Внешний осмотр этих прививок давал основание заключить, что привитые части срослись друг с другом. Подвои (кок-сагыз, крым-сагыз) образовали значительное количество молодых корней, толщина которых, однако, не превышала 1 мм (рис. 11); повидимому, такая слабая корневая система каучуконосов не могла вполне обеспечить надземную массу лопуха (3—4 листа), и последний

[1] Как известно, лопух лишен млечной системы. Полное отсутствие каучука в растениях лопуха (различные виды рода *Lappa*) было установлено при исследовании флоры СССР на каучуконосность. Наличие каучука устанавливалось методом бромирования (Прокофьев, 1936).

дал по нескольку собственных корней. Анатомический анализ подтвердил факт срастания тканей привоев и подвоев, причем более совершенно это срастание в комбинации лопух — крым-сагыз (рис. 12). Молодые корни каучуконосных подвоев, развивавшиеся за счет ассимилятов лопуха, были подвергнуты анализу на каучук. Прежде всего было установлено, что при повреждении корней вытекает млечный сок. Содержащиеся в млечном соке каучуконосные глобулы имели форму и величину, характерную для молодых корней указанных растений. Микрохимический анализ молодых корешков с несомненностью устанавливает наличие каучука в млечных трубках (рис. 13). Поскольку лопух не является каучуконосом, нет никаких оснований предполагать, что его листья образуют какие-то специфические предшественники каучука. Тем не менее, наблюдается несомненный факт образования каучука в корнях каучуконосов за счет тех продуктов фотосинтеза, которые поступали в корни этих растений из листьев лопуха.

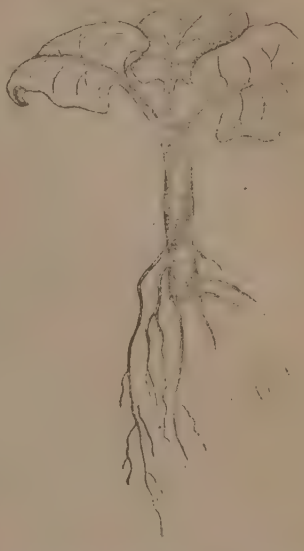


Рис. 11. Общий вид прививки лопуха (привой) на крым-сагызе (подвой); привито 24 VII 1942, уборка 15 X 1942.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что образование каучука в корнях растений происходит независимо от природы ассимилирующих органов. Это дает основание утверждать, что в листьях каучуконосов, в процессе фотосинтеза, не образуется каких-либо специфических предшественников каучука. Образование каучука в корневой системе происходит за счет обычных ассимилятов, общих для всех растений.

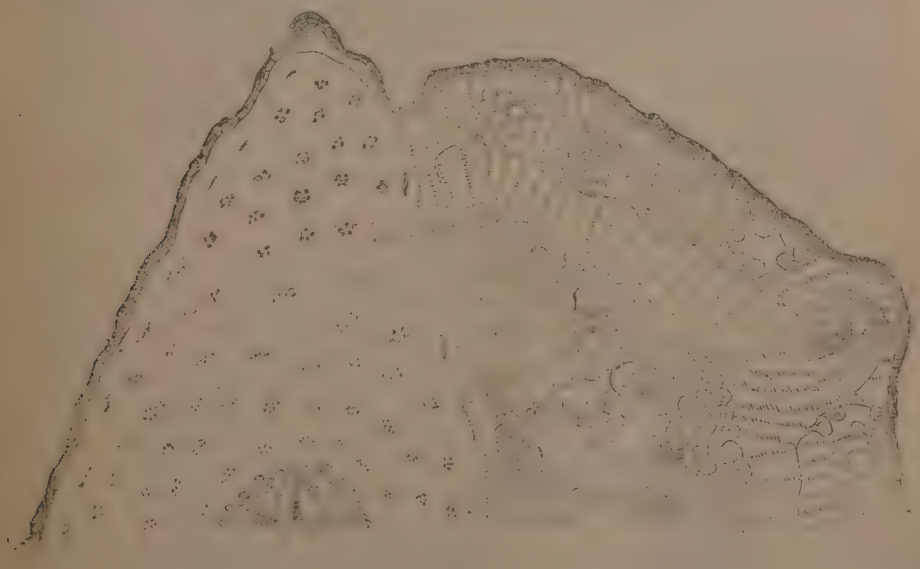


Рис. 12. Схематический рисунок поперечного среза прививки (в месте срастания) лопуха (привой) на крым-сагызе (подвой); привито 24 VII 1942, уборка 15 X 1942. *1* — крым-сагыз; *2* — место срастания; *3* — лопух; *4* — сферокристаллы инулина в тканях корня лопуха.

в) Установление роли млечной системы в жизни растения и в синтезе каучука

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные млечным системам, роль последних в жизни растений до сих пор остается невыясненной. Определенную помощь для решения этого вопроса может дать метод прививок. Осуществляя так, как это указано выше, заполнение млечной системы одного растения млечным соком другого, можно вскрыть многие стороны физиологии млечной системы, а также выяснить некоторые моменты механизма синтеза каучука.

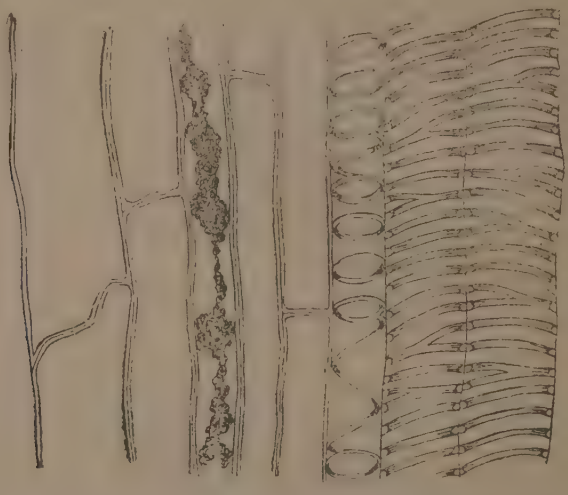


Рис. 13. Бромид каучука в млечной трубке молодого корня крым-сагыза, привитого под лопух. (Рисовальная камера Цейса, объектив 40, окуляр 15).

Приведенные примеры показывают возможность применения метода прививок для решения многих сторон жизни каучуконосных растений. Есть все основания полагать также, что, используя каучуконосы в качестве объектов, можно путем применения метода прививок подойти к решению и более общих биологических проблем (влияние различных компонентов прививки друг на друга, изучение явлений наследственности и т. п.). В этих случаях каучук может явиться надежным критерием изменений процессов, протекающих в растениях в зависимости от воздействия того или иного фактора.

Заключение

Разработанный нами метод прививок каучуконосов корневыми отрезками обеспечивает надежное срастание компонентов прививки и позволяет (по крайней мере в пределах рода одуванчиков) получать нормально вегетирующие и плодоносящие растения.

При срастании компонентов прививки между млечными системами привоя и подвоя устанавливается непосредственный контакт, который позволяет, путем подсочки, перемещать млечный сок одного растения в млечные трубки другого. Исследование различных комбинаций прививок дает возможность установить характер взаимного влияния каучуконосного и некаучуконосного компонентов прививки, а также ответить на вопросы о физиологической роли млечной системы, месте синтеза каучука в растении и значении в этом процессе отдельных органов растительного организма.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
15 V 1945

ЛИТЕРАТУРА

Блохинцева И. Н. Изв. АН СССР (сер. биол.), 4, 1940.
Киселев Н. Н. Вестн. Н.-и. инст. каучука и гуттаперчи, 1932.
Киселев Н. Н. и др. Изв. АН СССР, 9, 1934.
Ничипорович А. А. Сб. работ по физиол. и анат. каучуконосных растений. Сельхозгиз, М., 1936; Тр. Моск. дома ученых, 1, 1937.
Новиков В. А. и др. ДАН СССР, 2, 1933; ДАН СССР, 1, 4, 1934; Изв. АН СССР, 9, 1933.
Прокофьев А. А. Анализ каучуконосных растений, ч. I. Методы микроскопического анализа. ОНТИ, М., 1936; Образование и биологическая роль каучука в растениях (рукопись, 1937); Сб. Промышленные каучуконосы СССР, Сельхозгиз, М., 9, 1938; Изв. АН СССР (сер. биол.), 6, 1939; ДАН СССР, 44, 4, 1944a; ДАН СССР, 45, 7, 1944b.
Руденская Б. Я. Сб. работ по физиол. и анат. каучуконосов. Сельхозгиз, М., 1936.

A. A. PROKOFIEV. GRAFTS AS A METHOD OF STUDYING RUBBER SYNTHESIS IN PLANTS

SUMMARY

In order to study the problems allied to the rubber synthesis in plants and to reveal the physiological rôle of the lactiferous systems of the rubber plants, the author applied a specially elaborated method of grafts to different dandelions.

It was established that the root-cuttings of the kok-saghyz, krym-saghyz and *Taraxacum vulgare* plants 2—3 months old, joined together perfectly well.

Plants obtained by means of grafts vegetated normally, flowered and fructified. It was stated by anatomical observations, while using the tapping method, that between the lactiferous systems of scion and stock a full contact is established.

On the basis of variations in the forms of rubber globules of latex, belonging to various dandelion species, the author was able to show the absence of shiftings of latex from the scion to the stock or from the stock to the scion during the first year of the graft's life. Only during the second year certain shiftings of latex were observed from the scion to the stock, probably due to an intensive transpiration.

It was shown by the analysis of different combinations of grafts that the rubber component inhibited the growth of the rubberless component.

On the contrary, the rubberless dandelion stimulated the growth of the kok- and krym-saghyses. It was also established that the rubber content of the stock roots is not greatly affected by the nature of the scion. Roots of the rubber plants which obtained the assimilates from the dandelion scion accumulated practically the same quantities of rubber, as in case when the stocks belonged to the rubber plants of the same description. Likewise, the rubber content of the dandelion roots remained low, even in combination with the kok- or krym-saghyz scions. Accumulation of rubber in the kok- and krym-saghyz roots takes place even if the *Lappa* plant is used as a scion, which, as is well known, neither possesses the lactiferous system, nor contains rubber.

The results obtained induce us to believe that the hypothesis of a lea origin of rubber is wrong; moreover, they show that no specific precursors o rubber appear in the rubber plant leaves. The principal rubber content in such plants, as kok- and krym-saghyz, is synthetized in the lactiferous vessels of the root at the expense of normal photo-synthesis products common to all the plants.

With the view to investigate the physiological rôle of lactiferous vessels, further possibility is pointed to use the graft method by means of filling the lactiferous vessels of one plant with the latex of another.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1945 Classe des sciences biologiques

В. О. ТАУСОН

ОБ УСЛОВИЯХ НАКОПЛЕНИЯ ЖИРА И СПОРООБРАЗОВАНИЯ У *ASPERGILLUS FLAVUS*

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

В одной из предыдущих работ (Таусон, 1938b) мы констатировали заметное повышение удельной теплоты сгорания мицелия *Aspergillus flavus* при определенных условиях культивирования. В последующей работе (1938c) было показано, что это явление обусловлено накоплением жира в теле указанного гриба. На основании результатов проведенных опытов мы пришли тогда к заключению, что это накопление жира связано, по крайней мере отчасти, с явлениями старения и жирового перерождения вегетативных клеток, ибо оно наблюдалось только в культурах довольно старых (16-дневных).

С другой стороны, тот факт, что такое чрезмерное „ожирение" происходило только при определенных условиях культивирования, прямо указывал на зависимость его от внешних условий, в частности от режима питания. О такой зависимости говорят и многочисленные литературные данные (Belin, 1926; Geffers, 1937; Heide, 1939; Lockwood и др., 1934; Pearson и Raper, 1927; Pontillon, 1930, 1932, 1933; Steiner, 1938; Terroine и Bonnet, 1927; Terroine, Bonnet и др., 1927). Это и побудило нас подробнее исследовать условия накопления жира у *Asp. flavus*.

Надо думать, что способность синтезировать жиры в той или иной степени присуща всем организмам. Она доказана для самых разнообразных микроорганизмов, в том числе и для многих плесневых грибов (Pontillon, 1932, 1933; Pruess и др., 1934; Ward и др., 1935). Но значительные количества жира могут накапливать в своем теле лишь сравнительно немногие микробы (Geffers, 1937; Heide, 1939; Pontillon, 1932, 1933; Pruess и др., 1934; Steiner, 1938; Ward и др., 1935). К числу последних относится и *Asp. flavus*.

Многочисленными исследованиями установлено, что на процесс жирообразования, как в количественном, так и в качественном отношении, весьма существенное, подчас даже решающее влияние оказывают внешние условия. Одним из основных условий образования и накопления жира микроорганизмами является присутствие свободного кислорода (Fink и др., 1937; Geffers, 1937; Heide, 1939; Lockwood и др., 1934; Pontillon, 1932, 1934; Reichel, 1940; Smythe, 1938; Ward и др., 1935). В свете результатов исследований Haehn и Kintoff (1925) и Reichel (1939, 1940) нетрудно понять и объяснить необходимость кислорода для биологического синтеза жира, как это показано нами при рассмотрении этого процесса с биохимической и энергетической точек зрения (Таусон, 1945).

Физические факторы (температура) и физико-химические условия среды (pH, солевой состав среды, концентрации минеральных компонентов и осмотическое давление среды, присутствие различных ионов и т. д.) влияют на жирообразование у микробов в качественном отношении, на свойства накапливающихся жирных кислот и глицеридов повидимому в большей степени, чем на их количество (Geffers, 1937; Heide, 1939; Lockwood и др., 1934; Pearson и Raper, 1927; Pontillon, 1930, 1932, 1933; Terroine и Bonnet, 1927.

Это особенно справедливо в отношении температуры (Pearson и Raper, 1927; Terroine, Bonnet, Корр и Vechot, 1927) и pH среды (Pontillon, 1930, 1933). Значительно более важным, подчас даже решающим фактором, определяющим количественную сторону процесса образования и накопления жира у микроорганизмов, является обильное углеродное (по преимуществу углеводное) питание при относительной бедности среды азотом; при этом химическая природа безазотистого органического субстрата имеет второстепенное значение или в ряде случаев совсем не играет роли. Значительное усиление образования и накопления жира при обильном углеводном питании и одновременном недостаточном снабжении азотом было показано Belin (1926), Terroine и Bonnet (1927), Terroine, Bonnet и др. (1927) — для *Asp. niger* (*Sterigmatocystis nigra*), Geffers (1937) — для *Oospora* (*Oidium lactis*) и Heide (1939), Paech (1939) и Steiner (1938) — для *Endomyces vernalis*. Следует отметить, однако, что *Asp. niger*, не относящийся к числу типичных „жировых" грибов, содержит в своем теле относительно немного жира (до 12.0—13.5%) (Terroine и Bonnet, 1927), по сравнению с другими организмами, накапливающими до 24.4% (*Asp. insuetus* — Priess и др., 1934), 34.6% (*Penicillium javanicum* — Ward и др., 1935), 45.6% (*Oospora „14"* — Geffers, 1937) и даже до 49.4% (*Endomyces vernalis* — Heide, 1939). Поэтому *Asp. niger* мало пригоден в качестве объекта для исследования метаболизма жира у микробов.

Представлялось весьма вероятным, что и в случае *Asp. flavus* соотношение между количествами источника углерода и источника азота (отношение C : N) в среде также является важным фактором, влияющим существенным образом на образование и накопление им жира. Исследование этого вопроса и являлось основной целью настоящей работы.

Вместе с тем казалось возможным, путем изучения энергетических соотношений при усиленном образовании жира у *Asp. flavus* при таких условиях, экспериментально установить, связан ли синтез жира с дополнительными расходами энергии, как это обычно принято думать (Stern, 1933), или же этот процесс, в согласии с теорией „экзотермичности биологических синтезов" (Таусон, 1939, 1940, 1945), для своего осуществления никаких затрат энергии не требует. Это являлось второй целью нашей работы.

Экспериментальная часть

Для разрешения поставленных задач было проведено две серии опытов, в которых режимы углеродного питания были совершенно идентичны, режимы же азотного питания существенно различались между собою. В этой работе мы пользовались исключительно методом „замедленных" культур (Таусон, 1937), так как он дает возможность поддерживать постоянство режимов питания в значительно большей степени, чем обычный метод „замкнутых" культур. Все опыты проводились при 26—27° в колбах Эрленмейера на 500 см³, снабженных сифонными пипетками и содержавших по 100 см³ питательной среды одного из следующих составов:

Серия 1. Культуры с избытком азота			Серия 2. Культуры с недостатком азота		
$(NH_4)_2SO_4$	0.150 г	+ 0.25 г $CaCO_3$	$(NH_4)_2SO_4$	0.060 г	+ 0.15 г $CaCO_3$
Виннокисл. NH_4	0.010 г		Виннокисл. NH_4	0.004 г	
$MgSO_4$	0.025 г		$MgSO_4$	0.025 г	
KH_2PO_4	0.050 г		KH_2PO_4	0.050 г	
$Fe_2(SO_4)_3$	0.001 г		$Fe_2(SO_4)_3$	0.001 г	
Глюкозы	0.200 г		Глюкозы	0.200 г	
Дестиллированной воды	100.00 см³		Дестиллированной воды	100.00 см³	

Во всех случаях $CaCO_3$ стерилизовался отдельно и прибавлялся в среду после охлаждения.

Через 2 дня после посева спор *Asp. flavus* во все культуры обеих серий и сифонных пипеток подкапывалось в течение 4 дней по 0.1 г глюкозы (в растворе)

ежедневно. После этого режим питания изменялся так, что в каждой серии было по три различных режима (но одинаковых для обеих серий), как это графически изображено на рис. 1. Во всех случаях из сифонных пипеток вместе с глюкозой в культуры ежедневно прибавлялся также и виннокислый аммоний в количествах: в культуры с избытком азота (серия 1) — по 0.050 г. на каждый грамм глюкозы; в культуры с недостатком азота (серия 2) — по 0.020 г на каждый грамм глюкозы.

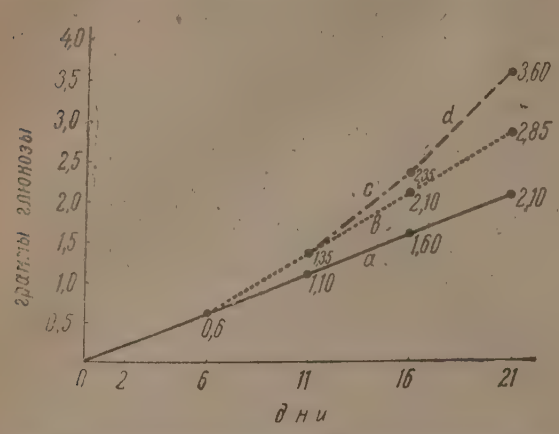


Рис. 1. Режим углеводного питания. Ежедневные дозы, прибавляемые из сифонных пипеток. *a* — 0.10 г; *b* — 0.15 г; *c* — 0.20 г; *d* — 0.25 г.

Это делалось для того, чтобы избежать преждевременного истощения среды в отношении азота (особенно в культурах серии 2) и слишком быстрых и резких изменений (уменьшений) отношения C : N в среде. Таким образом, культуры серии 1 (с избытком азота) всегда, независимо от режима углеродного питания, содержали азота в $2^1/_2$ раза больше, чем соответствующие культуры серии 2 (с недостатком азота); соотношения же между величинами отношения C : N были обратными.

В культуры серии 1 азота вносилось относительно (на 1 г глюкозы) больше, чем это было в опытах предыдущих работ, чтобы несколько ослабить накопление жира в мицелии гриба; в культурах же серии 2 относительное содержание азота, по сравнению с прежними опытами, было значительно меньше, что и должно было являться стимулом к усилению процесса жирообразования. Абсолютные количества внесенных в культуру глюкозы и азота указаны в табл. 1 (серия 1) и табл. 2 (серия 2).

Продолжительность опытов была: 6, 11, 16 и 21 день.

По истечении указанных сроков, урожай каждой колбы собирался отдельно обычным способом так же, как и во всех предыдущих работах. Полученный мицелий во всех случаях разделялся на вегетативную часть и споры — способом, описанным раньше (Таусон, 1938а). Количество остаточного сахара (глюкозы) в среде определялось по методу Bertrand. Определение количества энергии, остававшейся неиспользованной в средах из-под культур, производилось обычным способом, путем сжигания в макро-калориметрической бомбе Landrieu-Malzallez, тогда как теплота сгорания сухого (неоднородного) мицелия, мицелия без спор (вегетативной части) и спор для каждой культуры отдельно определялись в микро-калориметрической бомбе Peters, дающей возможность пользоваться значительно меньшими количествами материала

Таблица 1

Развитие *Asp. flavus* на глюкозе при избытке азота

№№ опытов	Продолжительность культур (дни)	Количество введенной в среду глюкозы (мг)	Количество введенного в среду азота (мг)	Вес урожая (абсолютно-сухого) (мг)	Количество спор в урожае (%)	Количество энергии в г-кал. дано	израсходовано	запасено в мицелии	Удельная теплота сгорания мицелия в г-кал. на 1 г сухого вещества	Валовой коэффициент использования энергии (%)
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10
425—426	6	600.0	36.4	189.4	36.22	2290.8	1781.4	947.3	5000.5	53.18
427—428	11	1100.0	40.2	344.5	33.52	4199.8	3467.5	1715.7	4980.2	49.48
429—430	11	1350.0	42.1	420.9	39.45	5154.3	4192.8	2103.5	4997.5	50.17
431—432	16	1600.0	44.0	495.0	37.05	6108.9	5180.7	2478.0	5005.9	47.83
433—434	16	2100.0	47.8	638.8	40.02	8017.8	6911.8	3228 5	5054.0	46.71
435—436	16	2350.0	49.7	702.0	38.10	8972.3	7452.0	3602.3	5131.4	48.34
437—438	21	2100.0	47.8	636.2	37.79	8017.8	6727.7	3178.8	4996.7	47.25
439—440	21	2850.0	53.5	870.3	47.18	10881.3	9364.6	4419.2	5077.7	47.19
441—442	21	3600.0	59.2	1058.5	47.48	13744.7	11760.1	5503.0	5198.9	46.79

(от 50 до 100 мг). Сведение балансов веществ и энергии, а равно и вычисление коэффициентов использования энергии производились также обычными способами. Содержание жира устанавливалось, как и прежде (Таусон, 1938b и 1938c), путем вычисления описанным раньше способом (Таусон, 1935).

Таблица 2

Развитие *Asp. flavus* на глюкозе при недостатке азота

№№ опытов	Продолжительность культур (дни)	Количество введенной в среду глюкозы (мг)	Количество введенного в среду азота (мг)	Вес урожая (абсолютно-сухого) (мг)	Количество спор в урожае (%)	Количество энергии в г-кал. дано	израсходовано	запасено в мицелии	Удельная теплота сгорания мицелия в г-кал. на 1 г сухого вещества	Валовой коэффициент использования энергии (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
443—444	6	600.0	14.5	188.5	34.67	2263.8	1795.6	936.0	4967.7	52.1
445—446	11	1100.0	16.1	351.7	36.82	4150.3	3571.5	1826.5	5193.2	51.1
447—448		1350.0	16.8	405.1	39.16	5093.5	4139.9	2161.9	5336.6	52.22
449—450		1600.0	17.6	469.8	37.97	6036.9	5259.5	2586.1	5504.7	19.17
451—452	16	2100.0	19.1	564.1	41.24	7923.3	6377.5	3208.0	5686.7	5[illegible]
453—454		2350.0	19.9	583.3	65.31	8866.5	6742.3	3310.5	5675.4	49.16
455—456		2100.0	19.1	569.5	49.04	7923.3	6739.2	3263.1	5729.9	18.42
457—458	21	2850.0	21.4	668.0	67.36	10753.0	7849.7	3826.7	5728.5	48.75
459—460		3600.0	23.7	713.5	75.64	13582.7	8303.8	4063.1	5694.8	48.93

Результаты опытов сведены в табл. 1, 2 и 3. Так как параллельные опыты (каждый вариант проводился в двух повторностях) во всех случаях дали вполне сходящиеся результаты, то в указанных таблицах приводятся лишь средние цифры.

Таблица 3

Удельная теплота сгорания мицелия и спор *Asp. flavus*

Культуры с избытком азота			Культуры с недостатком азота		
№№ культур	удельная теплота сгорания в г-кал. на 1 г абсолютно-сухого вещества		№№ культур	удельная теплота сгорания в г-кал. на 1 г абсолютно-сухого вещества	
	мицелия без спор	спор		мицелия без спор	спор
425—426	4950.3	5121.2	443—444	4902.6	5083.3
427—428	4942.8	5155.0	445—446	5162.3	5259.7
429—430	4902.9	5157.8	447—448	5330.2	5345.9
431—432	4901.5	5183.0	449—450	5582.4	5378.1
433—434	4966.7	5184.3	451—452	5800.1	5539.9
435—436	5061.0	5245.9	453—454	5755.1	5632.1
437—438	4877.7	5200.5	455—456	5833.0	5556.3
439—440	5011.0	5132.8	457—458	5796.7	5683.2
441—442	5140.0	5264.1	459—460	5762.3	5648.2

Обсуждение результатов

При сопоставлении приведенных в табл. 1 и 2 данных, относящихся к культурам одинакового возраста и с одними и теми же режимами углеродного питания, прежде всего обращает на себя внимание то, что во всех опытах, за исключением №№ 427—428 и 445—446, прирост сухого веса (графа 4) в культурах с недостатком азота (табл. 2) заметно меньше, чем в соответствующих культурах с избытком азота (табл. 1). Весьма небольшая в культурах молодых, разница эта значительно увеличивается с возрастом. Бросается в глаза при таком сопоставлении то, что параллельно прогрессирующему отставанию в накоплении сухой массы мицелия в культурах

с недостатком азота наблюдается быстрое и сильное увеличение удельной теплоты сгорания образовавшихся мицелиев, — значительно большее, чем в соответствующих культурах с избытком азота. С 4967.4 г-кал. в 6-дневных культурах эта величина при недостатке азота возрастает до 5694.8—5729.9 г-кал. в 21-дневных культурах, тогда как при усиленном азотистом питании удельная теплота сгорания мицелия даже в старых (21-дневных) культурах не превышает 5198.9 г-кал.

Еще резче обнаруживается только что указанная зависимость удельной теплоты сгорания от режима азотистого питания при сравнении этих термохимических величин для мицелиев, освобожденных от спор (табл. 3). В то время, как при избытке азота удельная теплота сгорания таких мицелиев в среднем составляет около 5000 г-кал. и не превышает 5140 г-кал., при недостаточном азотистом питании она достигает 5800 г-кал. и даже больше. Несколько менее резко, но достаточно сильно выражены указанные различия также и в случае спор (конидий).

Это значительное увеличение удельной теплоты сгорания мицелия при недостатке азота компенсирует указанное выше отставание в накоплении сухого веса урожая в большинстве случаев, но далеко не всегда: в этом легко убедиться, сравнивая данные, приведенные в графе 8 табл. 1 и 2. Синтетическая деятельность клеток гриба, оцениваемая по количеству запасенной в мицелии энергии, а не по его сухому весу (что, конечно, гораздо правильнее), при режимах умеренного углеродного питания, особенно в культурах более молодых, по своей интенсивности мало зависит от режима азотистого питания. Иначе обстоит дело в условиях избыточного углеродного питания: при избытке азота, особенно в культурах старых, синтез клеточных веществ у нашего гриба идет заметно интенсивнее, чем при недостатке азота (№ № 435—436, 439—440, 441—442 и, соответственно, № № 453—454, 457—458, 459—460). Это с достаточной определенностью показывает, что острый недостаток азота заметным образом тормозит синтез не только азотистых компонентов клетки, но также и безазотистых веществ.

Все указанное выше, в особенности сильное повышение удельной теплоты сгорания мицелиев, выращенных при недостатке азота, с несомненностью указывает на усиленное накопление в этих условиях безазотистых веществ с весьма высокой теплотворной способностью. В данном случае такими веществами могут быть только жиры. Это заключение вполне согласуется с данными Terroine и его сотрудников (Belin, 1926; Terroine и Bonnet, 1927), Geffers (1937), Steiner (1938) и Heide (1939) о прямой и тесной зависимости накопления жира у микроорганизмов от условий азотистого питания, а также с результатами исследований Schmalfuss (1937), показавшего наличие этой зависимости и у высших растений (лен).

Количества накопленного в мицелиях жира определялись путем вычислений по ранее описанному способу (Таусон, 1935), ибо при малых количествах подлежавшего исследованию материала и значительном содержании в нем спор этот метод являлся, пожалуй, единственным достаточно точным и надежным, во всяком случае более точным и надежным, чем обычный метод экстракции органическими растворителями. [1] Как указывалось раньше

[1] Здесь следует подчеркнуть, что оценка количества жира способом, основанным на одном характерном, но не специфическом его свойстве (высокой теплотворной способности), не менее закономерна, чем количественное определение его методом, основанным на другом, но столь же не специфическом свойстве этого вещества — растворимости в органических растворителях. Присутствие в исследуемом материале веществ, обладающих высокой теплотворной способностью, но химически отличных от жира (примесей), является причиной неточности определений (вычислений) в той же мере, что и наличие в нем соединений иного типа, чем жир, но также растворимых в органических растворителях. Ошибки же при определении жира методом экстракции, связанные с неполным извлечением его из материала и прочими операциями, при методе оценки содержания жира по теплоте сгорания, само собою разумеется, полностью отпадают.

(Таусон, 1935, 1938с), для такого рода вычислений необходимы данные по содержанию азота в исследуемых мицелиях и их частях (гифах и спорах).

Содержание азота как в цельных мицелиях, так и в мицелиях, освобожденных от спор (гифах), и в спорах устанавливалось не прямым определением (что в ряде случаев ввиду недостатка материала было затруднительно или даже невозможно), а на основании имеющихся многочисленных аналитических данных (Таусон, 1938а; Terroine, Wurmser и Montané, 1922; Yamagata, 1934, и неопубликованные материалы автора), с учетом содержания азота в питательной среде, возраста культур и относительного содержания спор и гиф в мицелиях (графа 5 табл. 1 и 2). Полученные результаты сведены

Таблица 4

Содержание азота в гифах и спорах *Asp. flavus*

Культуры с избытком азота					Культуры с недостатком азота				
№№ культур	Содержание N (%)				№ № культур	Содержание N (%)			
	в цельном мицелии		в мицелии без спор	в спорах		в цельном мицелии		в мицелии без спор	в спорах
	максимально возможное	принимаемое				максимально возможное	принимаемое		
425—426	19.22	6.00	6.00	6.00	443—444	7.69	5.00	5.00	5.00
427—428	11.14	5.00	5.00	5.00	445—446	4.58	4.58	4.58	4.58
429—430	10.00	5.00	5.00	5.00	447—448	4.15	4.15	3.93	4.50
431—432	8.89	4.50	4.50	4.50	449—450	3.75	3.75	3.42	4.30
433—434	7.48	4.00	3.67	4.50	451—452	3.39	3.39	2.74	4.20
435—436	7.08	4.00	3.72	4.50	453—454	3.41	3.41	1.93	4.20
437—438	7.51	4.00	3.70	4.50	455—456	3.35	3.35	2.63	4.10
439—440	6.15	3.80	3.35	4.30	457—458	3.20	3.20	1.44	4.05
441—442	5.59	3.80	3.35	4.30	459—460	3.32	3.32	1.19	4.00

Таблица 5

Содержание жира в цельном мицелии *Asp. flavus*

Культуры с избытком азота						Культуры с недостатком азота					
№№ культур	отношение C : N	вес урожая (абсолютно-сухого) (мг)	содержание жира в мицелии (%)	количество жира в урожае (мг)	количество спор в урожае (%)	№№ культур	отношение C : N	вес урожая (абсолютно-сухого) (мг)	содержание жира в мицелии (%)	количество жира в урожае (мг)	количество спор в урожае (%)
425—426	6.6	189.4	5.20	9.9	36.22	443—444	16.5	188.5	6.32	11.9	34.67
427—428	10.9	344.5	6.60	22.7	33.52	445—446	27.3	351.7	11.50	40.4	36.82
429—430	12.8	420.9	6.93	29.2	39.45	447—448	32.1	405.1	15.09	61.5	39.16
431—432	14.5	495.0	8.02	39.7	37.05	449—450	36.4	469.8	19.09	89.7	37.97
433—434	17.6	638.8	9.80	62.6	40.02	451—452	44.0	564.1	23.29	131.3	44.24
435—436	18.9	702.0	11.29	79.3	38.10	453—454	47.2	583.3	23.03	134.5	65.34
437—438	17.6	636.0	8.67	55.1	37.79	455—456	44.0	569.5	24.21	137.9	49.04
439—440	21.3	870.3	10.68	93.0	47.18	457—458	53.3	668.0	24.45	163.3	67.36
441—442	24.3	1058.5	13.02	137.8	47.48	459—460	60.8	713.5	23.57	168.2	75.64

в табл. 4, из которой явствует, что везде, особенно в случае культур с недостатком азота, для содержания азота нами приняты максимальные цифры. Это было сделано намеренно, чтобы избежать получения повышенных результатов при вычислении содержания жира.

Результаты вычислений как относительного содержания (в %) жира в цельных мицелиях, так и абсолютных количеств (в мг) его в урожаях приведены в табл. 5 и сопоставлены с величинами отношения C : N в питательных средах.

Данные по содержанию жира отдельно в мицелиях, освобожденных от спор (гифах), и в спорах приведены в табл. 6.

Таблица 6

Содержание жира в гифах и спорах *Asp. flavus*

Культуры с избытком азота			Культуры с недостатком азота		
№№ культур	содержание жира (%)		№№ культур	содержание жира (%)	
	в мицелии без спор	в спорах		в мицелии без спор	в спорах
425—426	4.22	7.56	443—444	5.08	8.61
427—428	5.86	10.01	445—446	10.91	12.81
429—430	5.08	10.07	447—448	15.35	14.63
431—432	5.95	11.45	449—450	21.18	15.63
433—434	8.71	11.51	451—452	26.67	18.97
435—436	10.47	12.72	453—454	27.24	20.77
437—438	6.92	11.83	455—456	27.49	19.47
439—440	10.15	10.85	457—458	28.26	21.91
441—442	12.67	13.39	459—460	28.71	21.15

Из табл. 5 и 6 с полной несомненностью и очевидностью следует, что содержание жира в мицелии *Asp. flavus* увеличивается с возрастанием величины отношения C : N, т. е. что жира у этого гриба накапливается тем больше, чем беднее азотом среда и чем обильнее углеродное (углеводное) питание. Таким образом, прямая и тесная зависимость интенсивности процесса образования и накопления жира от режима азотистого питания, установленная у ряда организмов (см. выше) и с особенной наглядностью и убедительностью показанная Heide (1939) и Steiner (1938) для *Endomyces vernalis*, находит не менее яркое выражение и у *Asp. flavus*.

Следует отметить, что усиление накопления жира при недостатке азота в различных частях мицелия происходит неравномерно: в вегетативных частях (гифах) оно значительно резче и больше, чем в органах плодоношения (конидиях). Это также согласуется с общеизвестным фактом, что под влиянием условий питания химический состав репродуктивных органов подвержен меньшим колебаниям, чем состав вегетативных частей.

Наибольшее содержание жира в вегетативных клетках в условиях наших опытов составляет 28.7% при отношении C : N равном 60.8 (или 24.45% в цельном мицелии при C : N = 53.3). Однако, видимо это не является пределом для *Asp. flavus*, так как в наших опытах не было достигнуто понижения содержания жира при постепенном уменьшении содержания азота в среде, что в опытах Heide с *Endomyces vernalis* имело место, начиная с отношения C : N между 67.7 и 135.5 и выше. В наших опытах не обнаруживается также и постепенного уменьшения абсолютного количества жира в урожае, наблюдавшегося только что упомянутым автором при указанных величинах отношения C : N, в связи с постепенным уменьшением веса урожая по мере снижения содержания азота в среде, хотя последнее явление (падение урожая), как уже отмечалось выше, имело место и в случае *Asp. flavus*. Поэтому весьма вероятно, что дальнейшее уменьшение содержания азота в среде (увеличение C : N) могло бы довести содержание жира в мицелии *Asp. flavus* до более высокого предела, чем тот, который был достигнут в описываемых здесь опытах.

Итак, влияние режима азотистого питания на синтез жира из углеводов у *Asp. flavus* совершенно несомненно, весьма сильно и вполне закономерно так же, как и у других исследованных в этом отношении микроорганизмов. Однако, при всем этом из данных, приведенных в табл. 5 и 6, обнаруживается следующее весьма интересное обстоятельство, заслуживающее внимания и более подробного обсуждения.

При одних и тех же или близких величинах отношения C : N в культурах более старых содержание жира заметно больше, чем в молодых, несмотря на большой избыток азота в среде. Наиболее отчетливо выступает это при сравнении 16-дневных (№№ 431—432 и 433—434) и 21-дневных (№№ 437—438) культур с 6-дневными (№№ 443—444); при очень близких величинах отношения C : N (14.5 и 17.6 в старых культурах и 16.5 в молодых) содержание жира у старых составляет 8.02—9.80% при 6.32% у молодых. Это вполне определенно говорит в пользу высказанного нами раньше (1938) предположения, что накопление жира в мицелии *Asp. flavus* связано не только с условиями азотистого питания, но и с возрастными изменениями („старением") клеток гиф, т. е. с частичным жировым перерождением их протоплазмы. Этот, накапливающийся даже при значительном избытке азота в среде, жир не может считаться конституционной частью живой протоплазмы („l'élément constant", Belin, 1926), так как относительное количество его в несколько раз превышает содержание последнего в нормальных клетках (Terroine и Belin, 1927).

Обратимся теперь к энергетической стороне процесса жирообразования, хотя полученные экспериментальные данные и не дают возможности достаточно ясно и полно осветить ее.

Попытка выяснения энергетических соотношений при синтезе жира из углеводов микроорганизмами (*Asp. niger*) экспериментальным путем была сделана в 1927 г. Terroine и Bonnet (1927). Культивируя этот гриб на „неуравновешенной" минеральной среде с 10,20 и 40% глюкозы (при одном и том же содержании азота в среде), они вычислили, на основании полученных экспериментальных данных, коэффициент использования энергии при превращении глюкозы в жирные кислоты. Он оказался равным, в среднем, 86% (от 83 до 89% в зависимости от концентрации глюкозы в среде), т. е. величине, чрезвычайно близкой к тем, которые теоретически были вычислены нами недавно (Таусон, 1945) на основании термодинамического (и термохимического) анализа реакций, из которых слагается процесс образования нейтральных жиров из глюкозы. Для всего процесса в целом нами был получен коэффициент использования энергии (средний для трипальмитина, тристеарина и триолеина) в 85.13% при расчетах по свободной энергии и в 90.09% при применении термохимических данных. О других, значительно менее удачных попытках подобного же рода мы имели уже случай говорить достаточно подробно (Таусон, 1945).

Полученные нами экспериментальные данные в известной мере также дают возможность составить себе представление об энергетических соотношениях при этом процессе, в действительности существующих в живом организме. Как видно из табл. 1 и 2, коэффициенты (валовые) использования энергии при усиленном накоплении жира всегда заметно выше, чем в соответствующих культурах с нормальным содержанием его. Уже этот факт с достаточной определенностью говорит о том, что превращение глюкозы в жиры связано с меньшими потерями энергии, чем процесс синтеза остальных и притом наиболее важных компонентов живой клетки.

Сравнивая экспериментальные данные, полученные для культур с повышенным содержанием жира (при недостатке азота), с данными для соответствующих культур, развивавшихся при избытке азота, мы можем путем весьма несложных подсчетов вычислить коэффициент использования энергии при образовании жира из глюкозы у *Asp. flavus*. Правда, мы можем сделать это лишь весьма приближенно, и то только в весьма немногих случаях, ибо на

точность таких подсчетов оказывает существенное влияние ряд факторов. Из них наибольшее значение имеют: малость относительных количеств избыточно накопленного жира в молодых культурах, в остальных отношениях наиболее удобных для такого рода сравнений, и большие различия в интенсивности спорообразования у более старых культур, у которых различия в содержании жира достигают достаточно больших размеров. Поэтому наиболее пригодными для наших целей являются пары: №№ 447—448 и 429—430 (11-дневные культуры) и №№ 451—452 и 433—434 (16-дневные культуры). Соответствующие подсчеты [1] для коэффициента использования энергии при синтезе жира из глюкозы у *Asp. flavus* в 11-дневных культурах дают величину в 67.28%, а в 16-дневных — 66.00%.

Только что указанные величины оказываются значительно меньше тех, которые были получены Terroine и Bonnet (1927) для *Asp. niger* и вычислены нами теоретически на основании термодинамических и термохимических данных (Таусон, 1945). Это несоответствие может быть объяснено трояким образом.

Во-первых, синтез жира из глюкозы у *Asp. flavus* может итти иным путем, чем это предусматривает схема Haehn и Kintoff (1925), с меньшим выходом жира и, следовательно, с бо́льшими потерями энергии.

Во-вторых, близкое совпадение экспериментально полученных величин коэффициента использования энергии с теоретически вычисленными едва ли можно ожидать, ибо трудно представить себе, чтобы сложный процесс перестройки углеводов в жирные кислоты, идущий на фоне чрезвычайно сложных превращений веществ в живой клетке, протекал бы совершенно гладко, без всяких потерь вещества и, следовательно, энергии. Теоретически вычисляемый коэффициент использования энергии представляет собою высший предел для этой величины, истинное значение которой в реальных условиях синтетической деятельности живой клетки, несомненно, будет заметно меньше. Эти соображения особенно применимы к *Asp. flavus*, имеющему вообще низкие коэффициенты использования энергии, но касаются также и всех других организмов, в частности *Asp. niger*, для которого названные выше французские авторы нашли столь близкое, почти точное совпадение экспериментально найденных величин с теоретическими. Последнее-то и вызывает сомнение в правильности полученных ими величин коэффициента использования энергии при синтезе жира из глюкозы, особенно в связи с тем, что при своих расчетах во всех случаях они принимают одно и то же содержание азота (5.5%) в мицелии, независимо от режима углеводного питания, т. е. от величины C : N. Такое постоянство содержания азота, его независимость от условий питания, не согласуется с данными других исследователей и поэтому представляется мало вероятным.

Наконец, в-третьих, на результаты вычисления из экспериментальных данных величины интересующего нас здесь коэффициента может влиять процесс спорообразования. Хотя последний с энергетической стороны совершенно не изучен, тем не менее представляется почти несомненным, что энергетические соотношения при этом процессе отличаются от этих соотношений при построении вегетативных гиф, что стоит в прямой связи с большими раз-

[1] Эти подсчеты могут быть произведены следующим образом (например, в случае №№ 451—452 и 433—434): 564.1 мг мицелия с 23.29% жира соответствуют 479.8 мг мицелия с 9.80% жира (№№ 433—434) плюс 84.3 мг жира. Тогда из накопленных в мицелии №№ 451—452 3208.0 г-кал. на 84.3 мг жира приходится 784.0 г-кал., а на 479.8 мг мицелия с 9.80% жира — 2424.0 г-кал. В соответствии с величиной коэффициента использования энергии в №№ 433—434 (46.71%), на образование последнего мицелия было израсходовано $\frac{2424.0}{0.4671} = 5189.5$ г-кал. Следовательно, из 6377.5 г-кал., израсходованных на построение 564.1 мг мицелия с 23.29% жира, 6377.5—5189.5 = = 1188.0 г-кал. было потреблено на синтез 84.3 мг жира. Отсюда коэффициент использования энергии при синтезе жира равен $\frac{784.0 \cdot 100}{1188.0} = 66.00\%$.

личиями в их биохимическом составе. Процесс спорообразования, накладываясь на независимый от него процесс жирообразования, может повлиять (и, несомненно, влияет) на величину валового коэффициента использования энергии при построении всего неоднородного мицелия и тем самым также и на результаты вычисления коэффициента использования энергии при синтезе жира за счет субстрата.

На основании имеющегося материала пока еще нет возможности решить, какая из только что указанных причин играет решающую роль в понижении величины интересующего нас коэффициента у *Asp. flavus*.

Но как бы то ни было, полученные нами величины в 66.00—67.28% достаточно определенно показывают, что синтез жира из глюкозы у *Asp. flavus* осуществляется с гораздо меньшей потерей энергии, чем построение всех остальных веществ живого мицелия. Этот факт заслуживает тем бо́льшего внимания, что при синтезе жира из углеводов происходит наибольшее, по сравнению с остальными компонентами живой клетки, концентрирование энергии. Все сказанное находится в полном согласии с достаточно обоснованным нами положением (Таусон, 1945), что биологический синтез жирных кислот из углеводов осуществляется с освобождением энергии, а не с ее поглощением, как принято обычно думать, тем самым еще раз подтверждая правильность развиваемой мною теории „экзотермичности[1] биологических синтезов".

Наконец, следует остановиться на связи между процессом спорообразования и режимом азотистого питания. Как уже указывалось выше, в этой работе нами во всех случаях определялось прямым способом (Таусон, 1938а) количество спор (конидий). Результаты этих определений приведены в табл. 1 и 2.

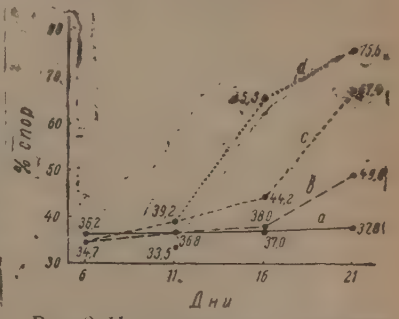


Рис. 2. Интенсивность спороношения в зависимости от возраста культур и величин отношения C : N; и — начальное (исходное) C : N к — конечное C : N. *a* — и = 66, к = 17.6; *b* — и = = 16.5, к = 44.0; *c* — и = 16.5, к = = 53.3; *d* — и = 16.5, к = 60.8.

В табл. 5 они сопоставлены с величинами отношения C : N и содержанием жира в цельных (неоднородных) мицелиях. Из приведенных данных легко видеть, что интенсивность спорообразования находится в прямой зависимости как от возраста культур, так и от величины отношения C : N. Особенно наглядно выявляется это на рис. 2, на котором графически представлены интенсивности этого процесса в зависимости от возраста и режима питания.

Влияние возраста несомненно: оно выявляется, во-первых, в том, что усиление спорообразования с достаточной резкостью обнаруживается только в более старых культурах, особенно в 21-дневных, и, во-вторых, в том, что в некоторых случаях в старых культурах спороношение может заметно усиливаться вне зависимости от абсолютной величины отношения C : N. Хорошей иллюстрацией последнего могут служить, например, культуры №№ 441—442 (21-дневные) и 447—448 (11-дневные): в то время как в более старых культурах количество спор достигает 47.5%, в более молодых, несмотря на бо́льшую величину отношения C : N, оно остается нормальным (39.1%).

Не в меньшей мере несомненно также влияние на спорообразование и режима питания: увеличение отношения C : N влечет за собою усиление спорообразования. Особенно резко выявляется это при сравнении культур №№ 441—442 и 459 -460: в первых, при C : N = 24.3, количество спор составляет 47.5%, тогда как, во вторых, при C : N = 60.8 оно, достигает необычайно высокой величины в 75.6%. При этом следует подчеркнуть, что

[1] Вернее „экзэргоничности", по терминологии американских авторов.

как только что указанные, так и другие приведенные в табл. 5 данные совершенно определенно говорят о том, что решающее влияние на интенсивность спорообразования оказывают не абсолютные количества углевода или азота в среде, а их отношения.

Однако, при рассмотрении всех приведенных данных становится очевидным, что зависимость интенсивности спорообразования от величины отношения C : N имеет несколько иной характер, чем зависимость от нее процесса образования жира. Содержание жира в мицелии возрастает равномерно, совершенно параллельно увеличению отношения C : N, тогда как усиление спорообразования наблюдается только при достаточно высоких значениях этого отношения, причем начальная величина последнего также не остается без влияния. Из этого следует, что на интенсивность спорообразования решающее влияние оказывает не столько абсолютная величина отношения C : N, сколько существенное и достаточно резкое изменение ее в сторону увеличения, что, конечно, не может не отразиться существенным образом на характере азотистого и углеводного обмена.

Такое заключение вполне соответствует тем выводам, которые в свое время сделал Klebs в отношении влияния изменений внешних условий, в частности характера питания, на плодоношение как у низших (водорослей и грибов) (1904, 1928), так и у высших растений (1904, 1918), несмотря на то, что названный исследователь всегда имел дело с половым размножением, тогда как в случае *Asp. flavus* речь идет о бесполом размножении. Но едва ли это различие имеет существенное и решающее значение тем более, что у *Asp. flavus* бесполое размножение полностью заменяет половое, ввиду отсутствия последнего (по крайней мере при обычных условиях культивирования).

По мнению Klebs (1904, 1918, 1928), одним из главных факторов, побуждающих как низшие, так и высшие растения к переходу от чисто вегетативного роста к размножению, является усиление углеводного и ослабление азотистого питания. Однако, Чайлахян (1944), основываясь на результатах своих опытов, отрицает правильность этого положения Klebs, по крайней мере по отношению к целому ряду высших растений. Не вдаваясь в подробное обсуждение всего этого, чрезвычайно интересного и важного, но мало еще разработанного вопроса, мы должны подчеркнуть, однако, что ослабление азотистого питания отнюдь не является единственным фактором, обусловливающим переход растения к плодоношению. Оно является одним из многих, хотя, быть может, и менее важных факторов, влияющих на этот процесс. При некоторых условиях решающая роль может принадлежать и менее важному в жизни данного организма фактору, как, например, свету в случае спороношения у паразитического гриба *Helminthosporium avenae* (Dillon-Weston, 1933, 1936); этот же фактор играл немаловажную роль и в опытах Чайлахяна (1944) не только в отношении фотосинтеза, но и с точки зрения фотопериодической реакции.

Во всяком случае, решающее влияние недостаточного азотистого питания на усиление спороношения у *Asp. flavus* в условиях наших опытов совершенно несомненно. Несомненно также, что непосредственной причиной усиленного образования конидий у нашего гриба является нарушение нормального хода процессов синтеза азотистых, в первую очередь белковых веществ, что находит свое отражение также и в усиленном накоплении жира. Однако, это не значит, что такое ослабление синтеза белков всегда должно приводить и приводит к усилению спорообразования. Как показывают данные Понгович (1942), сильное подавление этих синтетических процессов с самого начала развития гриба не только не приводит к усилению спороношения, но, наоборот, имеет последствием резкое ослабление или даже полное прекращение образования конидий. Это станет понятным, если мы вспомним, что споры содержат, как правило, азота больше, чем взрослые вегетативные гифы, и что содержание этого элемента в спорах подвержено меньшим колебаниям, чем в гифах. Поэтому нарушение нормального

хода процессов синтеза белков под влиянием ослабления азотистого питания надо рассматривать как стимул к мобилизации уже синтезированных азотистых веществ и к усиленному передвижению их из вегетативных частей к органам плодоношения. Это, а следовательно и усиление спорообразования, возможно только при наличии в теле организма достаточных количеств способных к мобилизации азотистых веществ, накопление которых связано с более или менее нормальным азотистым питанием в предшествующий период роста и развития организма. Без такого предварительного накопления белковых веществ последующее обильное плодоношение невозможно даже при воздействии соответствующих побудительных факторов.

Выводы

1. В средах, относительно бедных азотом, но богатых углеводами, накопление сухой массы мицелия *Asp. flavus* происходит медленнее, чем в таких же средах, содержащих столько же углеводов, но более богатых азотом. Это отставание увеличивается с возрастом культур.

2. В культурах *Asp. flavus* при относительном недостатке азота наблюдается значительное повышение удельной теплоты сгорания как цельных (неоднородных) мицелиев, так и спор и вегетативных гиф (мицелиев, освобожденных от спор) в отдельности. Наиболее сильно выражено оно у последних, у которых удельная теплота сгорания достигает 5800 г-кал. на грамм, при средней величине у нормальных мицелиев в 5000 г-кал. на грамм. Это возрастание удельной теплоты сгорания идет параллельно увеличению отношения C : N, т. е. параллельно относительному обеднению среды азотом.

3. Указанное возрастание удельной теплоты сгорания мицелиев и их частей обусловлено накоплением в них жира, которое также идет параллельно увеличению отношения C : N. Содержание жира в мицелиях, выросших в средах с относительным недостатком азота, достигает 24.45% (и даже 28.7% в вегетативных гифах), при 8—10% его в нормальных мицелиях. Это, в полном соответствии с установленными другими авторами фактами, вполне определенно говорит о существенном, даже решающем влиянии режима азотистого питания на процесс жирообразования у микроорганизмов в том смысле, что недостаток азота при обильном углеродном (углеводном) питании усиливает синтез и накопление жира.

4. Однако, некоторые из полученных данных указывают на то, что часть жира в мицелии *Asp. flavus* накапливается вне зависимости от условий азотистого питания, а в связи с явлениями старения. Количество такого жира не превышает 6—8% от общего сухого веса мицелия.

5. Как показывают произведенные на основании полученных данных подсчеты, коэффициент использования энергии при синтезе жира из глюкозы у *Asp. flavus* равен 66.0—67.3%. Эта величина ниже теоретической (85.13%), но значительно выше величины этого коэффициента при построении всего мицелия *Asp. flavus* в целом (около 48—52%), что вполне согласуется с теорией „экзотермичности биологических синтезов".

6. Сильное обеднение среды азотом при обильном углеводном питании влечет за собою значительное усиление спороношения у *Asp. flavus*. Так, при отношении C : N = 60.8 количество конидий достигает 75.6% от всего веса мицелия, тогда как при C : N = 24.3 в культурах того же возраста оно не превышает 47.5%. Такое сильное влияние на интенсивность спорообразования оказывает, видимо, не столько абсолютная величина отношения C : N, сколько ее изменение в сторону увеличения.

7. Очевидная зависимость интенсивности спорообразования у *Asp. flavus* от режима азотистого питания не оставляет никакого сомнения в том, что ослабление снабжения организма азотом при избытке углеводов является одним из важнейших факторов перехода его от вегетативного роста к плодоношению.

8. Все имеющиеся данные свидетельствуют о том, что как усиление образования и накопления жира, так и увеличение интенсивности плодоношения являются следствиями нарушения нормального хода процессов синтеза азотистых, главным образом белковых веществ, хотя природа и характер действия указанной причины в этих двух случаях весьма различны.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
15 VI 1945

ЛИТЕРАТУРА

Понтович В. Э. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 191, 1942.
Таусон В. О. Микробиол., **4**, 165, 1935; **6**, 517, 1937; **7**, 75, 1938a; **7**, 143, 1938b; **7**, 360, 1938c; **8**, 1013, 1939; Сов. Наука, № 9, 63, 1940; Микробиол., **14**, 3, 1945.
Чайлахян М. Х. ДАН, **43**, № 2, 79, 1944; **43**, № 9, 407, 1944; **44**, 8, 376, 1944.
Belin P. Bull. Soc. de Chim. biol., **8**, 1081, 1926.
Dillon-Weston W. A. R. Nature, **131**, 435, 1933; **137**, 710, 1936.
Fink H., Haehn H. und Hoerburger W. Chem. Ztg., **61**, 689, 1937.
Geffers H. Arch. f. Mikrobiol., **8**, 66, 1937.
Haehn H. und Kinoffi W. Chem. d. Zelle und Gewebe, **12**, 115, 1925.
Heide S. Arch. f. Mikrobiol., **10**, 135, 1939.
Klebs G. Biol. Zbl., **24**, 481, 545, 1904; Flora, N. F., **131**, 128, 1918; Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. – 2. Aufl. Jena, 1928.
Lockwood L. B., Ward G. E., May O. E., Herrick H. F. and O'Neill H. F. Zbl. f. Bakt. etc., II Abt., **90**, 411, 1934.
Paech K. Fortschr. d. Bot., **8**, 238, 1939.
Pearson L. K. and Raper H. S. Biochem. J., **12**, 875, 1927.
Pontillon, C. C. r. Acad. Sciences, **191**, 1148, 1367, 1930; Rev. gen. Bot., **44**, 417, 465, 526, 1932; **45**, 20, 1933.
Pruess L. M., Eichinger E. C. and Peterson W. H. Zbl. f. Bakt. etc., II Abt., **89**, 370, 1934.
Reichel L. Angew. Chem., **53**, 577, 1940.
Reichel L. und Schmidt O. Biochem. Zschr., **300**, 274, 1939.
Schmalfuss K. Bodenkunde u. Pflanzenernähr., **5**, 37, 1937.
Smythe C. V. J. Biol. Chem., **125**, 635, 1938.
Steiner M. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **56**, I. Generalversamml. Heft, 73, 1938.
Stern K. Pflanzen Thermodynamik. Berlin, 1933.
Terroine E.-F. et Belin P. Bull. Soc. Chim. biol., **9**, 12, 1927.
Terroine E.-F. et Bonnet R. Bull. Soc. Chim. biol., **9**, 588, 1927.
Terroine E.-F., Bonnet R., Kopp G. et Véchot J. Bull. Soc. Chim. biol. **9**, 605, 1927.
Terroine E.-F., Wurmser R. et Montané J. Bull. Soc. Chim. biol., **4**, 623, 1922.
Ward G. E., Lockwood L. B., May O. E. and Herrick H. T. Ind. and Engin. Chem., Ind. Ed., **27**, 318, 1935.
Yamagata S. Acta Phytochimica, **8**, 107, 1934.

V. O. TAUSSON. CONDITIONS OF ACCUMULATION OF FAT AND SPORE FORMATION IN THE *ASPERGILLUS FLAVUS*

SUMMARY

The mould *Aspergillus flavus* under certain conditions is able to accumulate in its body considerable quantities of fat. A number of experiments were carried out in order to find out the effect of the environmental conditions (especially those of the nitrogen nutrition) with regard to the synthesis of carbohydrates; apart from this these experiments aimed to establish the energetic correlations under conditions of an intensive fat accumulation in *Aspergillus flavus*. The results obtained may be briefly formulated as follows.

1. In media, relatively deficient in nitrogen, but rich in carbohydrates, the accumulation of a dry mycelium mass by the *Aspergillus flavus* proceeds much slower than in similar media containing the same quantities of carbohydrates, but richer in nitrogen. Such a slowing down increases with ageing.

2. Under conditions of a relative deficiency in nitrogen in the *Aspergillus flavus* cultures considerable increase of the specific heats of combustion is observed both for a whole mycelium and separately for the spores and vegetative hyphae (mycelia free from the spores). Its manifestation is the strongest in the latter, the specific heats reaching here 5800 gr-cal per gram at an average amount of the normal mycelium — only of 5000 gr-cal per gram. The above mentioned increase of specific heats proceeds in parallel with the increase of the C : N relation, viz. in parallel with a relative decrease of nitrogen content in the medium.

3. Such an increase of the specific heats of combustion taking place in the mycelium and its parts, is due to the accumulation of fat proceeding also in parallel with the increase of the relation C : N. The fat content in mycelii developed in media with relative nitrogen deficiency, reaches 24.45% (and even 28.7% in the vegetative hyphae) as compared with 8—10% of its content in the normal micelii. This fact being in a complete accordance with the facts established by other authors shows most distinctly the essential and even conclusive influence of diet deficient in nitrogen on the process of formation of fat in the microorganisms. This influence is expressed in an intensification of the processes of synthetizing and accumulating fat under conditions of deficiency of nitrogen in the diet, together with abundant carbon (carbohydrate) nutrition.

4. Certain data obtained show that some part of fat accumulates in the *Aspergillus flavus* mycelia independently from the nitrogen diet and is due to the ageing phenomena. The quantity of such fat does not exceed 6—8% from the total dry weight of mycelium.

5. Calculations based on the data obtained show that the coefficient of energy in the process of fat synthesis from the glucose amounts to 66.0—67.3%. This value is below the theoretical value (85.13%), but considerably above the value of the same coefficient reached by the mould during the process of building the mycelium as a whole (about 48—52%), which is in full accordance with the theory of „exothermicity of biological syntheses".

6. Considerable lack of nitrogen in the medium together with an abundant carbohydrate diet leads to a considerable intensification of the sporulation in the *Aspergillus flavus*. Thus with C : N = 60.8 the amount of conidia reaches 75.6% of the total weight of mycelium, whereas with C : N = 24.3 it will not exceed 47.5% in the cultures of the same age. It is not so much the absolute value of the C : N relation, as its change towards the increase, that influences so markedly the intensity of the spore formation.

7. The dependence between the intensity of the spore formation and character of nitrogen diet leaves no doubts that in the *Aspergillus flavus* the decrease of nitrogen in the diet together with the excess of carbohydrates is one of the most important factors for the transition from the state of vegetation to that of fruitification.

8. All the data we are in possession of, show that both the intensification of the processes of formation and accumulation of fat and the increase in the intensity of frutification are the consequences of a disturbance in the normal synthesis of nitrogen and chiefly of the protein substances, although the nature and character of this effect in both cases are widely different.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 5, 1945 Classe des sciences biologiques

В. Э. ПОНТОВИЧ

О РОЛИ СВЕТА И КАЛИЯ В РАЗВИТИИ ПЛЕСНЕВЫХ ГРИБОВ

(Представлено академиком Л. А. Орбели*)*

В предыдущих наших работах (Понтович, 1942, 1945) были получены данные, свидетельствующие о том, что между действием калия и света на развитие плесневых грибов имеется некоторое сходство. Так, например, было обнаружено, что недостаток калия в питательных средах задерживает синтез белков плесневыми грибами и замедляет образование флавина у *Aspergillus flavus*. Свет, в особенности синие лучи, активируют образование флавина у *Aspergillus flavus* и влияют также на синтез азотистых веществ.

В связи с полученными прежде данными и высказанным предположением об активирующей роли калия, возник вопрос: нельзя ли отсутствие калия, хотя бы частично, возместить воздействием света? Если это возможно, то свет должен „снимать" изменения, вызванные недостатком калия в среде; иными словами, такие явления, как появление меланинов, отсутствие флавина, ослабление синтеза белка при недостатке калия, должны были бы сглаживаться под влиянием света. Если замена невозможна, то признаки, характерные для недостатка калия, должны были бы сохраниться в полной мере.

Экспериментальная часть

В качестве объектов исследования были взяты грибы *Aspergillus flavus* и *Penicillium* sp. *Ad.*[1] Среды, методы культивирования, учета результатов химических анализов и колориметрических определений были те же, что и в предыдущей работе (Понтович, 1942). Освещение, которому подвергались упомянутые организмы, было двух типов. Первый тип — освещение аргоновым светом при помощи установки, сконструированной Таусоном и изображенной на рис. 1 и 2.[1]

Как видно из рисунков, грибная пленка по этой схеме опыта освещалась сверху и с боков. Основные линии аргонового спектра приведены в таблицах физических констант. Эта установка имела большое преимущество в том отношении, что не требовала дополнительных мер против перегревания культур. Аргоновый свет в трубках возникал как ртутно-аргоновый, ионизированный (синий). Но ввиду того, что сами трубки, зеркала и посуда были из простого стекла, ультрафиолетовая часть спектра была практически исключена. Контрольные культуры в темноте в этих опытах, помещавшиеся вблизи этой установки, покрывались колпаком из черной бумаги в два слоя. Все опыты велись при температуре 24° С.

Второй тип освещения осуществлялся при помощи установки, подробное описание и схема которой приведены ранее (Понтович, 1945); в эту установку были введены некоторые усовершенствования, позволявшие проводить

[1] Газосветные трубки вкладывались в деревянный ящик с одной выдвижной боковой стенкой. Все внутренние поверхности стенок ящика были выложены зеркалами, дававшими полное внутреннее отражение света.

опыты в сравнимых температурных условиях.[1] Кроме того, в данных опытах пучок света проходил через кювету, наполненную 2%-м раствором медного купороса, для снятия избытка красных лучей и несколько большего приближения к дневному свету. Грибная пленка по этой схеме освещалась

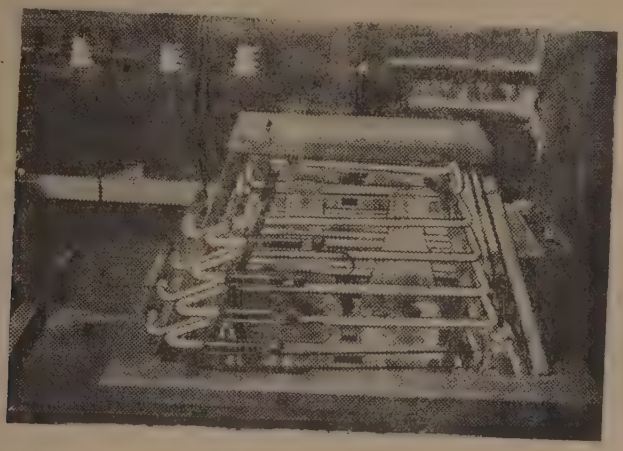


Рис. 1. Вид аргоновой установки, снятой при собственном и дополнительном освещении. Одна стенка ящика выдвинута.

снизу. Такой способ освещения культур, как указывалось нами и раньше (Понтович, 1945), требовал прозрачной питательной среды. Все культуры подвергались освещению в течение всего периода своего развития, не считая односуточного периода инкубации после посева. Посев производился в среды с нормальным содержанием калия и с $^1/_{25}$ его нормы. Культуры, подвергавшиеся действию аргонового света, проводились на аммонийной среде, как оптимальной для образования флавина; культуры, освещавшиеся светом от электролампы (100 W), проводились на нитратной среде, не требовавшей добавления мела и прозрачной. Но вследствие того, что рост на нитратной среде был несколько иным по сравнению с ростом на аммонийной (Понтович, 1942), что составляло известные неудобства для сравнения результатов опытов, нами был поставлен дополнительный опыт на аммонийной среде, в которой сернокислый аммоний заменялся янтарнокислым, а кислый фосфат — смесью фосфатов 8/1.[2] Такая среда имела pH, близкое к pH аммонийной среды, не требовала добавления мела и была прозрачна.

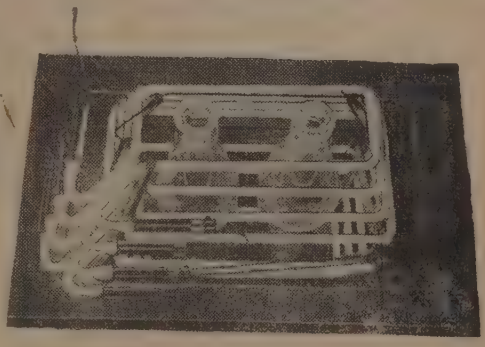


Рис. 2. Вид аргоновой установки сверху. Убраны все стенки ящика. Снято в собственном свете.

Данные всех анализов представлены в помещенных ниже таблицах.

[1] Колбы с культурами накрывались хорошо подогнанным к подставке ящиком с тепловой изоляцией и снабженным электронагревателем. Таким же ящиком покрывались контрольные культуры (не освещавшиеся).

[2] Все соли добавлялись строго по расчету, чтобы количества азота и калия соответствовали количествам их в аммонийной среде.

Таблица 1

Развитие *Aspergillus flavus* на аммонийной среде с нормальным содержанием и с недостатком калия в темноте и при освещении аргоновым светом

№№ опытов	Возраст культур (дни)	Количество калия	Освещение	Вес урожая (абс. сух.) (мг)	Экономический коэффициент (%)	Потреблено глюкозы (г-кал.)	Удельная теплота сгорания мицелия (г-кал./г)	Коэффициент использования энергии (%)	Количество спор (%)	Белковый азот		Примечания
										в мицелии без спор (%)	в урожае (мг)	
159	9	$\frac{1}{25}$ нормы	На свету	142.4	15.66	2302.7	5186.0	32.07	Нельзя учесть[1]	6.56	9.34	Флавинный пигмент, меланинов нет.
160	9	То же	В темноте	158.2	16.61	3034.0	5143.6	26.82	32.93	5.75	7.44	Меланины и небольшое количество флавинного пигмента.
157	9	Нормальное	На свету	387.7	28.98	3931.8	5209.0	50.17	Нельзя учесть[1]	5.62	21.28	Яркий флавинный пигмент, споры серые. Пленка вся сморщенная.
158	9	То же	В темноте	555.3	29.13	6768.4	5036.4	41.32	24.45	4.06	23.43	Нормальный флавинный пигмент.
147	12	$\frac{1}{25}$ нормы	На свету	214.7	20.68	3834.0	4996.2	31.88	31.54	6.30	16.23	Очень яркий флавинный пигмент. Споры желтого цвета.
148	12	То же	В темноте	239.7	23.65	3370.1	5175.3	36.81	38.09	5.05	11.73	Слабый флавинный пигмент, скоро буреющий. Небольшое количество меланина.
146	12	Нормальное	На свету	588.1	32.57	6186.4	5315.7	50.53	9.01	3.84	22.83	Очень яркий флавинный пигмент, споры зеленые. Пленка сморщенная.
145	12	То же	В темноте	568.5	29.36	6472.8	4883.0	42.88	37.69	3.62	21.54	Яркий флавинный пигмент, появился позже, чем в опыте № 146.

[1] Слишком малые количества.

1. Опыт с *Aspergillus flavus*. Освещение аргоновым светом

В этом опыте были взяты 9- и 12-дневные культуры гриба. Как показывает табл. 1, характер развития *Aspergillus flavus* при $^1/_{25}$ нормы калия (опыты №№ 145, 148; 158, 160) настолько типичен и сходен с результатами работы, на которую мы уже ссылались (Понтович, 1942), что особо останавливаться на нем здесь нет надобности.[1] Поэтому перейдем сразу к обсуждению результатов по влиянию света. Характер воздействия аргонового света на развитие *Aspergillus flavus* при нормальной питательной среде очень сходен с характером воздействия белого и синего света, описанного нами в другом месте (1945). Под влиянием аргонового света наблюдалось: усиление образования флавина, подавление спорообразования, накопление в теле гриба веществ с высокой теплотой сгорания, сопровождавшееся повышением удельной теплоты сгорания и величин коэффициентов использования энергии (табл. 1).

Интересно отметить в связи с характером роста гриба, что под влиянием аргонового света на 6-е сутки, как правило, грибная пленка начинала сморщиваться, вздуваться и края ее начинали загибаться книзу.

Поэтому в этой работе дополнительно производились определения содержания белкового азота; последние показывают, что у освещавшихся культур повышалось процентное содержание белкового азота и имелась тенденция к увеличению абсолютного количества белкового азота в урожае (опыты №№ 145, 146; 158, 157).

Как мы указывали уже ранее (1942), при недостатке калия у *Aspergillus flavus* происходило повышение удельной теплоты сгорания, несмотря на уменьшение количества белков; связывали мы это с накоплением в теле гриба меланинов — веществ с высокой теплотворной способностью. С другой стороны, под влиянием света также имело место повышение удельной теплоты сгорания (1945), что мы объясняли тоже накоплением в теле гриба веществ с высокой теплотворной способностью, возможно даже отчасти самого флавина. Поэтому изменения в величинах удельных теплот сгорания, описываемые в опытах, могли зависеть не столько от благотворного или вредного действия света самого по себе, сколько от изменений количественных соотношений меланинов, флавина и белков, образовавшихся в теле гриба.

При ближайшем рассмотрении табл. 1 и сопоставлении опытов №№ 158, 160 и 159, с одной стороны, и №№ 145, 148 и 147 (последние являются более типичными) — с другой, можно увидеть, что:

1) при недостатке калия в темноте наблюдалось образование меланинов и лишь следов флавина или даже полное его отсутствие; на свету не было образования меланинов, а появлялся яркий флавинный пигмент; 2) при недостатке калия в темноте наблюдалось падение абсолютного количества белкового азота в урожае; на свету эти количества значительно повышались.

Кроме того, в отдельных случаях под влиянием аргонового света наблюдалось понижение удельной теплоты сгорания, связанное с отсутствием образования меланинов, а также повышение коэффициентов использования энергии. Таким образом свет, как мы и предполагали, как бы компенсирует частично недостаток калия в среде.

2. Опыт с *Aspergillus flavus*. Освещение светом от электролампы

Результаты опыта (табл. 2) также подтверждают данные по влиянию калия и света, приведенные в уже цитированных наших работах (1942, 1945)[2]. Влияние света при недостатке калия и здесь носило тот же характер, как

[1] Отличие представляло только характер спорообразования; причины отличия нам пока не ясны.

[2] Отмечаем лишь слишком низкий процент спор, полученных при нормальном содержании калия в среде (табл. 2).

Таблица 2

Развитие *Aspergillus flavus* на нитратной среде с нормальным содержанием и с недостатком калия в темноте и при освещении светом от электролампы

№ опыта	Возраст культуры (дни)	Количество калия	Освещение	Вес урожая (абс. сух.) (мг)	Экономический коэффициент (%)	Потреблено глюкозы (г-кал.)	Усвоенная тепловая энергия с урожаем мицелия (г-кал./г)	Коэффициент использования энергии (%)	Количество спор (%)	Белковый азот: в мицелии без спор (%)	Белковый азот: в урожае (мг)	Примечания
162	10	$\frac{1}{25}$ нормы	На свету	197.1	21.83	3023.0	4911.0	32.02	25.10	4.01	7.66	Очень яркий флавинный пигмент.
161	10	$\frac{1}{25}$ То же	В темноте	176.7	20.40	2971.7	5331.2	31.71	15.51	3.40	—	Следы флавинного пигмента.
164	10	Нормальное	На свету	441.8	32.01	4674.8	5175.6	48.91	15.22	2.76	12.45	Очень яркий флавинный пигмент.
163	10	То же	В темноте	483.3	30.23	5278 9	5286.4	48.40	22.75	2.19	11.33	Нормальный флавинный пигмент.
170	10	$\frac{1}{25}$ нормы	На свету	150 7	29.03	1677.3	4595.2	41.28	14.08	4.14	6.14	Нормальный флавинный пигмент.
169	10	То же	В темноте	167.8	26.04	2134.0	4887.5	38.43	10.82	3.88	—	Следы флавинного пигмента.
172	10	Нормальное	На свету	315.3	35.68	2865.7	4719.0	51.92	7.80	—	—	Очень яркий флавинный пигмент.
171	10	То же	В темноте	355.7	31.91	3488.7	4852.4	49.47	5.32	2.54	—	Нормальный флавинный пигмент.

и в случае аргонового света. Нами было показано раньше (1942), что на нитратной среде при недостатке калия не происходило ни образования меланинов, ни флавина, или в лучшем случае, появлялись лишь следы последнего. Табл. 2 показывает, что при недостатке калия в темноте имелись следы флавинного пигмента, а на свету этот пигмент появлялся в больших количествах, несмотря на недостаток калия. То же самое имело место и в отношении белкового азота: на свету возрастало и процентное содержание и абсолютные количества его в урожае как при недостатке калия, так и при полной его норме (опыты №№ 163, 161 и 162: 171, 169 и 170).

Результаты опыта с янтарнокислым аммонием, приведенные на табл. 3, дополняют уже изложенные результаты опыта с аргоновым светом. Сопоставление опытов №№ 180, 179 и 177 (табл. 3) показывает, что при недостатке калия в темноте наблюдалось образование большого количества меланинов при отсутствии флавина. На свету наблюдались нормальное образование флавинного пигмента и значительное падение количества меланинов.

3. Опыты с *Penicillium* sp. *Ad'*

Освещение аргоновым светом

Несмотря на то, что *Penicillium* sp. *Ad'* не образует пигмента, все же наблюдалось влияние ар-

Таблица 3

Развитие *Aspergillius flavus* на среде с янтарнокислым аммонием с нормальным содержанием и с недостатком калия в темноте и при освещении светом от электролампы

№№ опытов	Возраст культуры (дни)	Количество калия	Освещение	Вес урожая (абс. сух.) (мг)	Экономический коэффициент (%)	Потреблено глюкозы (г-кал.)	Удельная теплота сгорания мицелия (г-кал./г)	Коэффициент использования энергии (%)	Количество спор (%)	Примечания
177	9	$\frac{1}{25}$ нормы	На свету	166.2	19.35	—	5376.6	—	2.91	В небольшом количестве меланины и флавинный пигмент.
179	9	То же	В темноте	168.7	19.03	2246.3	5424.4	40.73	8.31	Меланинов значительно больше, чем в опыте № 177. Флавинного пигмента нет.
178	9	Нормальное	На свету	340.5	27.67	3362.6	5302.7	53.68	14.61	Флавинный пигмент в большом количестве, но с примесью пигмента зеленого цвета.
180	9	То же	В темноте	321.8	28.21	3019.9	5270.0	56.16	29.92	Нормальный флавинный пигмент.

Таблица 4

Развитие *Penicillum* sp. *Ad'* на аммонийной среде с нормальным содержанием и с недостатком калия в темноте и при освещении аргоновым светом

№№ опытов	Возраст культуры (дни)	Количество калия	Освещение	Вес урожая (абс. сух.) (мг)	Экономический коэффициент (%)	Потреблено глюкозы (г-кал.)	Удельная теплота сгорания мицелия (г-кал./г)	Коэффициент использования энергии (%)	Белковый азот	
									%	в урожае (мг)
167	9	$\frac{1}{25}$ нормы	На свету	178.8	24.59	2446.3	5158.0	37.70	3.50	6.26
168	9	То же	В темноте	160.4	24.18	2284.3	5322.2	37.37	3.17	5.09
166	9	Нормальное	На свету	401.0	42.09	2934.7	4909.4	67.08	2.36	9.48
165	9	То же	В темноте	526.6	41.80	3912.5	4932.0	66.38	2.44	12.82
173	9	$\frac{1}{25}$ нормы	На свету	191.0	22.93	—	5246.5	—	3.09	5.89
174	6	То же	В темноте	170.2	26.41	2077.3	5204.5	42.64	3.38	5.76
175	9	Нормальное	На свету	568.0	45.68	4004.1	4735.0	67.17	2.13	12.10
176	9	То же	В темноте	687.2	43.02	5123.8	4916.7	65.94	1.87	12.87

гонового света и на его развитие. На нормальной среде это влияние выражалось (табл. 4): 1) в уменьшении веса урожая, 2) в повышении величин экономического коэффициента и коэффициента использования энергии, 3) в понижении удельной теплоты сгорания и 4) в снижении абсолютных количеств

белкового азота в урожае. Из перечисленных пунктов два последние говорят о том, что под влиянием аргонового света в теле гриба *Penicillium* sp. *Ad'* не происходило накопления веществ с высокой теплотворной способностью, как это наблюдалось во всех случаях у *Aspergillus flavus*. Оказывает ли влияние свет при недостатке калия?

При рассмотрении табл. 4 можно видеть, что при недостатке калия на свету имело место увеличение веса урожая и абсолютного количества белкового азота в нем (опыты №№ 174, 173 и 168, 167).

Следовательно, и в организме, не обладающем пигментом, свет может заменять собою калий в части синтеза азотистых веществ.

Обсуждение результатов

На основании данных, приведенных в таблицах, а также опубликованных в предыдущих работах, мы можем сказать, что существует параллелизм в действии калия и в действии света, особенно синих лучей, в том смысле, что как свет, так и калий стимулируют образование флавина; и свет и калий способствуют образованию азотистых (белковых) веществ в теле грибов, даже не пигментных. Как известно, флавин является веществом, участвующим в окислительно-восстановительных процессах в клетке, и нет оснований думать, что флавин *Aspergillus flavus* является в этом отношении исключением. Поэтому можно думать, что и свет и калий, влияя на образование флавина, оказывают тем самым воздействие на всю окислительно-восстановительную систему в организме.

Как можно представить себе механизм действия калия? Достаточно хорошо известна точка зрения Stoklasa на роль калия, как радиоактивного элемента. В одной из своих работ (Stoklasa и Pènkava, 1926), изучая влияние излучений радия и радиоактивных веществ, он пришел к заключению, что роль их в основном состоит в воздействии на окислительно-восстановительные процессы в клетках, а действие калия он считает аналогичным действию β-лучей. Кроме того, в ряде работ он установил несомненное действие излучений радиоактивных веществ на некоторые другие функции растительной клетки (Stoklasa, 1928, 1930, 1940). Правда, Stoklasa не учитывает роли калия в синтезе белковых веществ, а приписывает ему участие в синтезе углеводов.

С другой стороны, заметка Fehér и Frank (1940), в которой описано явление фототропизма этиолированных проростков фасоли под влиянием излучений U_3O_8, позволяет в известной мере говорить об аналогии в действии β- и γ-излучений и синих лучей. В работах Gray (1938, 1941) указывается, что миксомицет *Physarum polycephalum*, образующий желтый пигмент типа флавина (Seifriz и Zetzman, 1935), наиболее устойчив по сравнению с другими видами миксомицетов к действию синего света и ультрафиолетовых лучей. Например, после длительного облучения ультрафиолетовыми лучами этот организм не терял способности к нормальному плодоношению и не обнаруживал никаких повреждений протоплазмы. Но наиболее интересными в этом отношении являются данные Seifriz (1936), показавшего, что *Physarum polycephalum* хорошо переносит излучение радия (β- и γ-излучений). Некоторые авторы объясняют такую устойчивость наличием уже упомянутого пигмента (Gray, 1938, 1941).

В связи с этими соображениями нами был поставлен опыт по влиянию излучений радиоактивного вещества на развитие *Aspergillus flavus* при недостатке калия.

Из азотнокислого уранила был приготовлен прокаливанием U_3O_8 и оставлен стоять в течение месяца.[1] U_3O_8 был взят как вещество, практи-

[1] По истечении этого срока энергия излучения становится наибольшей и постоянной.

чески не растворимое в воде и поэтому не могущее оказывать непосредственного химического влияния в виде иона. После этого, на аммонийную среду с нормальным содержанием калия и $\frac{1}{25}$ его нормы, были посеяны споры *Aspergillus flavus*. Гриб выращивался в темноте. Через трое суток, когда во всех колбах образовалась тонкая сплошная грибная пленка, две из них (с нормой калия и $\frac{1}{25}$ нормы) были опылены (стерильно) U_3O_8.

Таблица 5

Влияние излучений урана на развитие *Aspergillus flavus* на нормальной среде и при недостатке калия

№№ опытов	Условия опытов	Характер роста
149	$\frac{1}{25}$ нормы калия + U_3O_8	Меланинов нет. Очень яркий флавинный пигмент в мицелии и жидкости, немного темнеющий на 12-е сутки. Рост хороший, споры желтого цвета.
150	$\frac{1}{25}$ нормы калия (контроль)	Большое количество меланинов. Флавинного пигмента нет. Рост типичен для такой концентрации калия.
151	Нормальная доза калия U_3O_8	Очень яркий флавинный пигмент в мицелии и в жидкости. На 4-е сутки пленка гриба из гладкой превращается в бугристую с загнутыми вниз краями.
152	Нормальная доза калия (контроль)	Нормальный рост гриба, нормальный флавинный пигмент.

Результаты этого опыта, представленные в табл. 5,[1] показывают:

1) на среде с нормальным содержанием калия уран стимулировал образование флавина в той же мере, как и свет; под влиянием урана так же, как под влиянием аргонового света, пленка *Aspergillus flavus* становилась морщинистой с загнутыми вниз краями;

2) на среде с недостатком калия в присутствии урана так же, как под влиянием света, не происходило образования меланинов или они появлялись в очень небольшом количестве и в то же время наблюдалось образование яркого флавинного пигмента.

Повторные опыты дали аналогичные результаты. Следовательно, можно сказать, что влияние излучений урана в отношении образования флавина и меланинов вполне аналогично влиянию калия и света, т. е. излучения урана так же, как видимый свет, могут заменить собою функционально калий.

В заключение позволю себе выразить благодарность заведующему Лабораторией биоэнергетики проф. В. О. Таусон за помощь и руководство в работе.

Выводы

На основании всего изложенного выше можно сделать следующие выводы:

1. Под влиянием аргонового света на среде с нормальным содержанием калия у *Aspergillus flavus* наблюдается обильное образование флавина, подавление спорообразования, повышение процентного содержания белкового азота, тенденция к увеличению абсолютного количества его в урожае, повышение удельной теплоты сгорания и коэффициентов использования энергии,

[1] Этот опыт по некоторым причинам не был доведен до конца.

что говорит о накоплении в теле *Aspergillus flavus* под влиянием света веществ с высокой теплотворной способностью.

2. Под влиянием аргонового света при недостатке калия наблюдается обильное образование флавина и отсутствие меланинов; это сопровождается увеличением абсолютного количества белкового азота в урожае. В темноте при недостатке калия имеют место обратные соотношения.

3. Под влиянием света от электролампы у *Aspergillus flavus*, развивающегося на среде с нормальным содержанием калия, наблюдается то же самое, что описано в одной из работ, цитированных в тексте, т. е. усиленное образование флавина, подавление спорообразования, накопление в теле гриба веществ с высокой теплотворной способностью.

4. Под влиянием света от электролампы у *Aspergillus flavus*, развивающегося на нитратной среде при недостатке калия, наблюдается обильное образование флавина, а также повышение процентного содержания и абсолютного количества белкового азота в урожае. В темноте же при недостатке калия появляются лишь следы флавина.

5. У *Aspergillus flavus*, развивающегося на аммонийной среде, под влиянием света от электролампы наблюдается то же, что и при действии аргонового света (см. п. 2).

6. Под влиянием аргонового света на среде с нормальным содержанием калия у непигментированного *Penicillium* sp. *Ad'* имеется некоторое подавление роста, выражающееся в уменьшении веса урожая и абсолютного количества белкового азота в нем. Но наряду с этим происходит повышение экономического коэффициента и коэффициента использования энергии. Наблюдающееся при этом понижение удельной теплоты сгорания говорит о том, что под влиянием света в теле гриба не происходит накопления веществ с высокой теплотворной способностью.

7. Под влиянием аргонового света при недостатке калия происходит увеличение веса урожая и абсолютного количества белкового азота в нем по сравнению с контролем в темноте.

8. Опыты по влиянию излучений U_3O_8 на *Aspergillus flavus*, развивавшийся на среде при недостатке калия, показали, что уран так же, как и свет, предотвращает образование меланинов и стимулирует образование флавина.

9. На основании сказанного выше, можно сделать тот основной вывод, что при недостатке калия у *Aspergillus flavus* свет может функционально заменить отчасти калий, как в отношении синтеза флавина, так и частично в отношении синтеза белковых веществ. У *Penicillium* sp. *Ad'* свет может заменить частично калий в отношении синтеза белковых веществ.

10. Результаты опытов по влиянию излучений урана позволяют провести некоторую аналогию между действием света и действием β- и γ-лучей.

Лаборатория биоэнергетики
Института физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
10 VI 1945

ЛИТЕРАТУРА

Понтович В. Э. Изв. АН СССР, сер. биол., **3**, 191, 1942.; ДАН (в печати, 1945).
Féher D. und Frank M. Arch. f. Mikrobiol., **11**, 1, 80, 1940.
Gray W. D. Amer. J. Botany, **25**, 7, 511, 1938; **28**, 3, 1941.
Seifriz W. Protoplasma, **25**, 196, 1936.
Seifriz W. und Zetzman. Protoplasma, **23**, 175, 1935.
Stoklasa J. Biochem. Ztschr., **108**, 109, 1920a; **108**, 140, 1920b; **108**, 173, 1920c; Die Gartenbauwissenschaft, 1, 2, 141, 1928; Biochem. Ztschr., **218**, H. 4—6, 361, 1930a; **224**, 101, 1930b.
Stoklasa J. und Pěnkava J. Chemie der Zelle und Gewebe, 12, 5, 362, 1926.

V. E. PONTOVICH. ON THE RÔLE OF LIGHT AND POTASSIUM IN THE DEVELOPMENT OF MOULDS

SUMMARY

1. It was established by previous works that the deficiency in potassium in *Aspergillus flavus* brings about disturbances in the processes of formation of the flavine pigment and in the synthesis of the protein substances; on the other hand it was stated that light and especially the blue rays produce an activating effect on the formation of this pigment in the plant.

In other words the deficiency in potassium and the action of the white or blue light seem to act in opposite directions. Consequently the question arose whether it would be possible, at least partly, to use the action of light in order to abolish the effect produced by the deficiency of potassium in the plant medium. The experiments carried out for this purpose led to the following results.

Under the action of light of the argon tube and the incandescent lamp the author observed in the *Aspergillus flavus*, in the medium with a normal potassium content, intensive formation of the flavine pigment, inhibition of the formation of spores, increase of the per cent content of the protein nitrogen, and in a number of cases, increase of its content in the yield. Besides, the increase of the specific heat of combustion and of the energetic efficiencies was observed suggesting the accumulation in the body of fungus fo substances high heat of combustion. In the unpigmented mould *Penicillium Sp.* Ad_1 certain inhibition of growth takes place resulting in the decrease of weight and of the absolute content of the protein nitrogen.

2. Under conditions of a deficiency in potassium and darkness, as previously stated, total inhibition of the flavine formation is observed together with an intensive decrease of the absolute content of the protein nitrogen, while use of the ammonia nitrogen results in an abundant formation of melanins.

3. In the *Aspergillus flavus* the use of both — the argon tube and the incandescent lamp in the medium lacking potassium, results in an abundant formation of the flavine pigment, in the absence of melanins, in the mediums rich with the ammonia nitrogen, and in the increase of the absolute content of protein nitrogen in the yields, as compared with the control plants kept in darkness.

In the unpigmented mould *Penicillium Sp.* Ad_1 we observe an increase of the yield weight and of the absolute quantity ot the protein nitrogen, as compared with the control plant.

4. Experiments on the effect of the uranium radiation (U_3O_8) carried cut on the *Aspergillus flavus*, growing on a most deficient with potassium solution, have shown that uranium like the light prevents the formation of melanins and stimulates that of flavine.

5. Consequently to the above statements a fundamental conclusion may be drawn, namely that, in case of *Aspergillus flavus*, the deficiency in potassium may partly be substituted by the action of light with regard to the synthesis of flavine and of protein substances.

Results of the experiments with the uranium radiation permit to draw certain analogy between the action of light and that of the β and γ rays.

Подписано к печати 6/I 1946 г. Печ. л. 7⅝. Уч.-изд. л. 11⅞. М 00921.
Тираж 1750. Заказ № 1595.

4-я типография им. Евг. Соколовой треста «Полиграфкнига»
ОГИЗа при СНК РСФСР, Ленинград, Измайловский пр., 29.

ОПЕЧАТКА

На стр. 510 — строку 11-ю снизу (Наук СССР) не читать.

Заказ 1559. Известия АН СССР серия биологическая № 5, 1945 г.

Цена 9 руб.